УДК 581.84 : 581.137.2 : 582.693

© Л. Е. Муравник

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ОПРЕДЕЛЕНИЮ СЕКРЕТОРНОЙ АКТИВНОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*)

L. E. MURAVNIK. MORPHOMETRIC APPROACH TO THE DETERMINATION OF SECRETORY ACTIVITY IN DIGESTIVE GLANDS OF *ALDROVANDA VESICULOSA* (*DROSERACEAE*)

Интенсивность секреции гидролитических ферментов пищеварительными железками водного плотоядного растения *Aldrovanda vesiculosa* определялась на основании количественных ультраструктурных параметров, полученных стереологическими методами. Через 16 ч после подкормки происходило заметное увеличение размеров секреторных клеток за счет как разбухания вакуолей, так и синтеза цитоплазмы. Стимуляция приводила к активизации эндомембранной системы и выражалась в комплексном изменении качественных и количественных признаков. К качественным признакам следует отнести пространственное перераспределение цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР): собранные в стопки в нестимулированных железках эти цистерны после стимуляции разбираются на отдельные элементы; к количественным — увеличение абсолютных и относительных объемов ГЭР и аппарата Гольджи (АГ), увеличение частоты встречаемости диктиосом, транс-Гольджи ретикулума, секреторных и транспортных пузырьков, разрастание диаметра диктиосом. Все эти показатели однозначно свидетельствуют об участии ГЭР и АГ в синтезе, модификации и секреции гидролитических ферментов. Максимальная активность эндомембранной системы наблюдалась в течение первых суток, после чего синтетические процессы шли на спад, а нарастающая вакуолизация приводила к уменьшению числа органелл в клетке. В некоторых железках автолиз цитоплазмы становился необратимым, чем объясняется невозможность осуществления нового пищеварительного цикла.

Aldrovanda vesiculosa L. — водное плотоядное растение. Оно ловит и переваривает добычу с помощью видоизмененных листьев — ловушек. На внутренней поверхности ловушек формируются три типа многоклеточных структур — пищеварительные железки, Т-образные железки и триггерные волоски. Т-образные железки отвечают за секрецию слизи, герметизирующей ловушку после ее захлопывания; триггерные волоски воспринимают механическое раздражение, которое к этому захлопыванию приводит; пищеварительные железки обладают способностью синтезировать гидролитические ферменты и поглощать продукты переваривания.

Ранее уже сообщалось, что выделение гидролаз из пищеварительных железок происходит в ответ на возбуждение триггерных волосков (Lloyd, 1942; Juniper et al., 1989). Ультраструктурная картина событий, происходивших в связи с этим, была описана в нашей предыдущей работе (Муравник и др., 1995). Искусственная подкормка или поимка природной добычи приводила к активизации аппарата белкового синтеза, что выражалось в разборке агрегатов цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, а также в увеличении (по глазомерной оценке) числа диктиосом и секреторных пузырьков. Более детальную характеристику внутриклеточных преобразований можно было бы получить, опираясь на точные количественные данные.

В последние годы в литературе широко обсуждается вопрос о роли эндомембранной системы в процессе биосинтеза белка (Robinson, Kristen, 1982; Burgess, Kelly, 1987), о взаимоотношениях эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в клетках животных и растений (Jones, Robinson, 1989; Mollenhauer, Morré, 1991; Васильев, Муравник, 1993), о строении самого аппарата Гольджи (Ротман, 1985; Griffing, 1991). Если в протеиногенных клетках животных многократно подтверждается наличие структурной цепочки, обеспечивающей путь следования белковой молекулы от гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) через промежуточные пузырьки, цисполюс диктиосомы, транспортные пузырьки, трансполюс диктиосомы к транс-Гольджи ретикулуму (ТГР) (Burgess, Kelly, 1987; Rothman, Orci, 1990; Orci et al., 1991), то в клетках растений часто наблюдается обособленность диктиосом от ретикулярных элементов, а ТГР вообще не выявляется.

Железки плотоядных растений, секретирующих ферменты, являются удобной моделью для выяснения особенностей строения аппарата Гольджи, его пространственных взаимоотношений с эндоплазматическим ретикулумом, а также для уточнения поведения обоих компонентов эндомембранной системы во время синтеза и транспорта белков.

Цель настоящей работы — получение разнообразных количественных параметров для характеристики активности аппарата Гольджи (частоты встречаемости диктиосом, секреторных пузырьков, ТГР, парциального и абсолютного объемов аппарата Гольджи, размеров диктиосом). На основании количественных признаков предполагалось сделать выводы об участии аппарата Гольджи в секреторном процессе.

Материал и методика

В качестве объекта исследования использовали ловушки водного плотоядного растения *Aldrovanda vesiculosa* L.

Изучали тонкую структуру пищеварительных железок зрелых нестимулированных листьев, а также взятых через 16 ч, 2 и 4 сут после искусственной подкормки яичным альбумином. Материал фиксировали по стандартной методике (Муравник и др., 1995).

Залитые в эпоксидную смолу блоки резали стеклянными ножами на ультрамикротоме Ultracut E (Австрия), препараты просматривали в электронном микроскопе Hitachi-600 (Япония).

Морфометрические данные получали с использованием многоцелевых тестовых сеток (Weibel, 1969; Steer, 1981). Такой способ достаточно кропотлив, но отличается высокой точностью и позволяет накапливать сведения об абсолютных и относительных объемах клеточных компонентов в отсутствие автоматических анализаторов изображения.

Парциальные объемы клеточной оболочки, цитоплазмы, ядер и вакуолей оценивали на фотоотпечатках с увеличением ×20 000, эти же показатели для эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи получали, обрабатывая изображения при увеличении ×50 000. В каждом варианте исследовали по 10—15 железок и анализировали суммарно от 25 до 50 фотографий. Цифровые данные обрабатывали статистически.

Результаты

Для того чтобы ответить на основной вопрос исследования, необходимо привести некоторые общие сведения о структуре секреторных клеток.

Секреторные клетки зрелых нестимулированных пищеварительных железок богаты цитоплазмой (табл. 1). Наиболее типичной органеллой для них является ГЭР, структурно обособленный от аппарата Гольджи. Цистерны эндоплазматического ретикулума собраны в стопки по 10—20 элементов, толщина каждого из которых не превышает 30 нм, плотность распределения мембранно-связанных рибосом составляет около 50 на 1 мкм длины ретикулярного профиля. Аппарат Гольджи представлен диктиосомами с 4—5 цистернами небольшого диаметра (табл. 2). По внешнему виду эти цистерны можно разделить на 2 цис-цистерны, обычно светлые и разбухшие, 1—2 медианные правильной формы и 1—2 более узкие трансцистерны. От краев цис- и медианных цистерн отпочковываются транспортные пузырьки, в среднем по 3 от каждой диктиосомы. Рядом с диктиосомами периодически выявляется ТГР, который,

ТАБЛИЦА 1

Параметры секреторных клеток и их компонентов

Параметры	Нестимулированный лист	Стимуляция, ч		
		16	48	96
Объем, мкм^3:				
клетки	663.2	920.6	896.7	981.2
клеточной оболочки	150.7	207.0	220.1	256.8
вакуолей	98.0	130.5	155.1	513.3
ядра	60.8	70.2	72.7	59.0
цитоплазмы	353.6	512.9	448.8	152.1
ретикулума	52.1	93.6	63.6	10.9
аппарата Гольджи	13.3	39.4	29.1	8.5
Площадь, мкм^2:				
среза клетки	64.6	92.1	91.1	105.5
цитоплазмы	34.4	51.3	45.6	16.4

ТАБЛИЦА 2

Активность аппарата Гольджи

Характеристика аппарата Гольджи	Нестимулированный лист	Стимуляция, ч		
		16	48	96
Число цистерн в диктиосоме	4.52	4.36	3.68	4.33
Число транспортных пузырьков в диктиосоме	2.98	3.10	1.84	2.73
Диаметр диктиосомы, мкм	0.462	0.558	0.701	0.464
Высота диктиосомы, мкм	0.139	0.135	0.107	0.103

так же как и трансцистерны, формирует секреторные окаймленные пузырьки; у плазмалеммы и в цитоплазме встречаются окаймленные пузырьки и пузырьки, лишенные окаймления. Частота, с которой их можно обнаружить, приведена в табл. 3.

В числе прочих органелл секреторных клеток нестимулированных железок следует назвать многочисленные митохондрии округлой формы, с прозрачным матриксом и мелкими трубчатыми кристами, одиночные лейкопласты, небольшие мультивезикулярные тельца и чрезвычайно редкие пероксисомы.

Через 16 ч после искусственной подкормки происходят существенные изменения в ультраструктуре секреторных клеток. Прежде всего в 1.4 раза возрастает

ТАБЛИЦА 3

Частота встречаемости органелл (1 — на срезе клетки, 2 — в 1 мкм^2 цитоплазмы)

Органеллы	Нестимулированный лист		Стимуляция, ч					
			16		48		96	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Диктиосомы	2.80	0.082	3.97	0.077	3.55	0.084	0.92	0.056
Транс-Гольджи ретикулум		0.133		0.182		0.103		0.201
Окаймленные и гладкие пузырьки в цитоплазме		0.450		0.780		0.550		0.850

ТАБЛИЦА 4

Парциальный объем компонентов эндомембранной системы, %

Компоненты эндомембранной системы	Нестимулированный лист	Стимуляция, ч		
		16	48	96
ЭР:				
на срезе клетки	7.86±0.79	10.17±0.55	7.09±0.53	1.11±0.13
в цитоплазме	14.76±1.47	18.24±0.98	14.17±1.06	7.16±0.81
АГ:				
на срезе клетки	2.00±0.32	4.28±0.50	3.25±0.41	0.87±0.19
в цитоплазме	3.88±0.62	7.68±0.89	6.48±0.81	5.56±1.19

Примечание. ЭР — эндоплазматический ретикулум, АГ — аппарат Гольджи.

клеточный объем (табл. 1). При этом пропорционально увеличиваются не только вакуоли, но и клеточная оболочка, и цитоплазма. Следует отметить, что под названием «клеточная оболочка» в данном случае подразумевается комплекс структурного материала стенки и формирующегося между нею и плазмалеммой периплазматического пространства. Дифференцированный подход к обоим этим компартментам будет обсуждаться в наших последующих публикациях. В связи с функциональной направленностью пищеварительных железок обратим внимание на преобразования эндомембранной системы.

ГЭР, прежде упакованный в стопки цистерн, представлен теперь одиночными или собранными в небольшие группы профилями. Параллелизм между отдельными элементами теряется. Пространственное расположение эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи кажется случайным. Парциальный объем эндоплазматического ретикулума увеличивается при пересчете как на объем всей клетки, так и на объем цитоплазмы (табл. 4), почти вдвое возрастает и абсолютный объем этой органеллы (табл. 1).

В табл. 1—4 приведены данные об изменении состояния аппарата Гольджи. В 3 раза бóльшим становится объем комплекса, выраженный в абсолютных величинах, в 2 раза увеличивается его парциальный объем. Это происходит за счет как повышения частоты встречаемости диктиосом, так и увеличения диаметра диктиосомных цистерн, вытягивающихся на 20 %; незначительно возрастает число транспортных пузырьков; в то же время частота встречаемости окаймленных пузырьков увеличивается на 60 %.

Через 2 сут после стимуляции в секреторных клетках продолжается процесс вакуолизации, что, естественно, сопровождается уменьшением объема цитоплазмы, включая эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи (табл. 1). Что касается строения диктиосом, то число цистерн в них сокращается до 3—4, диаметр увеличивается в 1.5 раза по сравнению с нестимулированным вариантом, почти во столько же раз уменьшаются высота органеллы и число транспортных и окаймленных пузырьков (табл. 2, 3). ГЭР в виде одиночных цистерн с нерегулярно сидящими на них рибосомами пронизывает цитоплазму между митохондриями и пластидами. Густота рибосом составляет 35—38 на 1 мкм длины ретикулярного профиля. Часто можно видеть рибосомы в полисомной конфигурации.

Через 4 сут размер секреторных клеток все еще увеличивается (табл. 1), растет объем клеточной оболочки. По сравнению с клетками нестимулированных железок в 5 раз расширяется объем вакуолей, цитоплазма приобретает вид узких тяжей, лежащих пристенно. В них можно обнаружить редкие элементы разбухшего (70 нм) эндоплазматического ретикулума, одиночные диктиосомы, митохондрии и лейкопласты. Диаметр диктиосом возвращается к величине этих органелл до стимуляции (табл. 2). Секреторные клетки некоторых железок вообще теряют признаки живой цитоплазмы.

Обсуждение

Известно, что в первые несколько часов после искусственной или естественной подкормки ловушек *A. vesiculosa* происходит плотное сжатие долей листовой пластинки и удаление остатков воды из образовавшегося пузырька (Lloyd, 1942). Вслед за этим начинается секреция пищеварительной жидкости в полость ловушки и переваривание пойманной добычи. В многочисленных работах, посвященных изучению плотоядных растений, установлено, что секреция ферментов осуществляется пищеварительными железками (Fineran, Lee, 1975; Heslop-Harrison, 1975; Robins, Juniper, 1980a, b, и др.). Влияние стимуляции на изменение ультраструктурной картины было прослежено на ряде объектов: *Drosophyllum lusitanicum* Link (Schnepf, 1963), *Nepenthes khasiana* Hook. (Васильев, 1977), *Dionaea muscipula* Ellis (Robins, Juniper, 1980a, b), *Pinguicula vulgaris* L. (Муравник, 1988), *Aldrovanda vesiculosa* (Муравник и др., 1995). Обратимся к вопросу о роли эндомембранной системы в процессах синтеза и секреции белков, о структуре компонентов этой системы и характере их взаимоотношений между собой.

В своей предыдущей работе (Муравник и др., 1995) мы уже отмечали, что стопки цистерн ГЭР, обнаруженные в секреторных клетках нестимулированных железок *A. vesiculosa*, после подкормки распадаются на отдельные элементы. Диаметр поперечного среза цистерн увеличивается с 30 до 70 нм, а мембранно-связанные рибосомы собираются в полисомы. Такие морфологические изменения свидетельствуют о переходе к синтезу белков. Согласно количественным параметрам возросших абсолютного и парциального объемов ГЭР, приводимым в настоящем исследовании, подтверждается вывод об активизации ретикулума в ответ на стимуляцию. Об увеличении количества ретикулума после стимуляции в железках других плотоядных растений сообщают E. Schnepf (1963), R. Robins и B. Juniper (1980a). Параллельно со структурной перестройкой ретикулума в секреторных клетках у *A. vesiculosa* мы наблюдали 15 %-е увеличение размера ядра, что также можно считать признаком активизации синтетического процесса. Через 2 и 4 сут объем эндоплазматического ретикулума уменьшался, во-первых, из-за автолиза цитоплазмы, а во-вторых, в связи с прекращением синтеза гидролаз.

В обзоре, посвященном функциональной морфологии аппарата Гольджи растительной клетки (Васильев, Муравник, 1993), было отмечено, что чаще всего эндоплазматический ретикулум и диктиосомы выглядят структурно обособленными. В отличие от клеток животных, где перенос содержимого от ретикулярной цистерны к диктиосомам осуществляется промежуточными пузырьками (Morré, Mollenhauer, 1974; Burgess, Kelly, 1987), в различных типах клеток ряда растений между элементами эндомембранной системы не удалось выявить ни промежуточных пузырьков, ни каких бы то ни было анастомозов (Shannon, Steer, 1984; Gubler et al., 1986; Kristen et al., 1989). Данные, полученные нами для *A. vesiculosa*, целиком согласуются с описанными в литературе. Случайное расположение диктиосом по отношению к элементам эндоплазматического ретикулума отмечается и для секреторных клеток пищеварительных железок *Dionaea muscipula* (Robins, Juniper, 1980a). Вопрос о механизме передачи предшественников белков от ретикулума к диктиосомам пока остается открытым.

Из литературы последних лет известно, что образование секреторных пузырьков происходит в ТГР (Griffiths et al., 1989; Rothman, Orci, 1990; Chrispeels, Tague, 1991). В нем содержимое гликозилируется, сортируется по химическому составу и упаковывается в пузырьки с гладкими или окаймленными мембранами (Mangeat et al., 1990; Roth, 1991). В секреторных клетках *Aldrovanda vesiculosa* мы тоже обнаружили ТГР. Следует отметить, что здесь ТГР выявляется не у каждой диктиосомы, тем не менее частота встречаемости этой структуры увеличивается после стимуляции. Окаймленные пузырьки у *A. vesiculosa* образуются как на ТГР, так и на трансцистерне диктиосомы.

Морфологическая характеристика компонентов аппарата Гольджи включает в себя данные о числе диктиосом в клетке, характере и соотношении диктиосомных цистерн, плотности распределения транспортных и секреторных пузырьков, наличии ТГР. Для секреторных клеток железок *A. vesiculosa* такие параметры были получены в нашей работе.

При переходе к синтезу и секреции гидролитических ферментов у *A. vesiculosa* происходит трехкратное увеличение объема аппарата Гольджи. Этот показатель является результатом нескольких процессов. Прежде всего отмечается заметное увеличение частоты встречаемости диктиосом (в 1.4 раза), ТГР (в 1.5 раза) и отчленяемых ими окаймленных пузырьков (в 1.7 раза). Начиная со вторых суток число этих компонентов уменьшается, по-видимому, из-за нарастания объема вакуолей.

Что касается структуры диктиосом, то после подкормки увеличивается диаметр диктиосомных цистерн. Складывается впечатление, что расширение диктиосом в продольном направлении является подготовительным этапом перед делением органеллы. О мультипликации диктиосом путем их расщепления в клетках водорослей упоминает в своей работе T. Noguchi (1988). Это явление мы расцениваем как отражение интенсивного процесса секреции, происходящего с участием диктиосом. Следует отметить, что об активизации аппарата Гольджи через 1 сут после стимуляции свидетельствует и увеличение частоты встречаемости транспортных пузырьков, обеспечивающих перенос содержимого и мембранного материала от цис-цистерн к медианным и трансцистернам. В отличие от наших данных в железках *Drosophyllum lusitanicum* после подкормки не было обнаружено активизации аппарата Гольджи, напротив, число отчленяемых диктиосомами пузырьков уменьшалось (Schnepf, 1963).

На вопрос, как долго сохраняется высокая активность аппарата Гольджи, можно ответить, проанализировав данные о структуре диктиосом в последующие сутки. Диаметр диктиосом становится максимальным через 2 сут после подкормки, однако форма цистерн из правильной превращается в изогнутую в направлении трансполюса. Такие же картины были описаны ранее в работах E. Schnepf и J. Busch (1976), D. Robinson и U. Kristen (1982), A. Vassilyev (1994). Наиболее адекватным нашим данным объяснением мы считаем точку зрения Schnepf и Busch (1976) о сворачивании цистерн в результате снижения активности в железках *Mimulus tilingii* после интенсивной секреции слизи. В железках *A. vesiculosa* количество цистерн в диктиосоме сокращается, что может быть связано с отставанием восполнения мембранного материала, который теряется в ходе отчленения окаймленных пузырьков от трансцистерны. Действительно, число транспортных пузырьков уменьшается на 40 %, а число окаймленных — на 30 % по сравнению с первыми сутками.

Еще через 2 сут наблюдается восстановление размеров диктиосом, числа составляющих их цистерн, а также числа транспортных пузырьков у краев каждой из диктиосом. В результате сильной вакуолизации сокращается количество всех органелл в цитоплазме, в том числе и диктиосом. Нам представляются две возможные причины увеличения числа окаймленных пузырьков через 4 сут: 1) из-за просветления цитозоля, наблюдаемого в это время, облегчается выявление секреторных пузырьков по сравнению с более ранними стадиями; 2) окаймленные пузырьки, обнаруженные рядом с плазмалеммой, могут иметь эндоцитозное происхождение и их частота увеличивается в связи с поглощением образовавшихся продуктов гидролиза. О классическом пути транспорта гликопротеидов от эндоплазматического ретикулума через аппарат Гольджи к плазмалемме сообщают в своих работах U. Kristen, J. Lockhausen (1985), F. Gubler с соавт. (1986), R. Jones, D. Robinson (1989). Косвенным доказательством рециклизации мембран от плазмалеммы к комплексу Гольджи является увеличение частоты встречаемости ТГР на этой стадии. Использование маркеров эндоцитоза позволило R. Record и L. Griffing (1988), работавшим с протопластами сои, продемонстрировать появление метки сначала в окаймленных пузырьках, а затем и в цистернах аппарата Гольджи.

Таким образом, по нашим данным, в течение первых суток после попадания жертвы в ловушку аппарат Гольджи проявляет максимальную активность, а затем интенсивность секреторного процесса идет на спад. Нам удалось выявить корреляцию между состояниями ГЭР и аппарата Гольджи в секреторных клетках пищеварительных железок, что является однозначным подтверждением участия этих элементов эндомембранной системы в биосинтезе, модификации, сортировке и секреции гидролитических ферментов. В отличие от пищеварительных железок *Nepenthes khasiana* (Васильев, 1977) или *Pinguicula vulgaris* (Васильев, Муравник, 1986), где синтез гидролаз происходит задолго до попадания жертвы в ловушку или на поверхность листа, в железках *Aldrovanda vesiculosa* в процессе дифференциации осуществляется лишь структурное обеспечение аппарата белкового синтеза, сам же синтез пищеварительных ферментов начинается в ответ на естественную или искусственную стимуляцию. Robins и Juniper (1980b), используя меченый H^3-лейцин, обнаружили, что в железках *Dionaea muscipula* через 1 сут после подкормки также происходит синтез белков, которые непосредственно и секретируются в полость ловушки.

Обращает на себя внимание тот факт, что при переходе к синтезу и секреции гидролаз увеличивается размер секреторных клеток пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa*. Параллельно с разрастанием вакуолей мы отмечаем и увеличение объема цитоплазмы. Аналогичные результаты продемонстрировали в своей работе E. Belmonte с соавт. (1994), изучая цветковые нектарники *Eccremocarpus scaber* Ruiz et Pav. О механизмах, лежащих в основе этих процессов, будет сообщено в нашей следующей публикации.

Автор благодарит Международный научный фонд Дж. Сороса за оказанную материальную поддержку в выполнении настоящего исследования, а также профессора Дублинского университета Мартина Стира за методическую помощь в освоении стереологических методов обработки изображений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1050—1059.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная морфология аппарата Гольджи растительной клетки // Цитология. 1993. Т. 35. № 1. С. 5—21.

Муравник Л. Е. Ультраструктура пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с их функцией // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 24—33.

Муравник Л. Е., Васильев А. Е., Потапова Я. Ю. Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* // Физиол. раст. 1995. Т. 42. Вып. 1. С. 5—13.

Ротман Д. Э. Как устроен аппарат Гольджи // В мире науки. 1985. Т. 11. С. 24—36.

Belmonte E., Cardemil L., Arroyo M. T. K. Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (*Bignoniaceae*), a hummingbird-pollinated plant of central Chile // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 4. P. 493—503.

Burgess T. L., Kelly R. B. Constitutive and regulated secretion of proteins // Ann. Rev. Cell Biol. 1987. Vol. 3. P. 243—293.

Chrispeels M. J., Tague B. W. Protein sorting in the secretory system of plant cells // Int. Rev. Cytol. 1991. Vol. 125. P. 1—46.

Fineran B. A., Lee M. S. L. Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos* // Protoplasma. 1975. Vol. 84. N 1-2. P. 43—70.

Griffing L. R. Comparisons of Golgi structure and dynamics in plant and animal cells // J. Electron. Microsc. Techn. 1991. Vol. 17. N 2. P. 179—199.

Griffiths G., Fuller S. D., Back R. et al. The dynamic nature of the Golgi complex // J. Cell Biol. 1989. Vol. 108. N 2. P. 277—297.

Gubler F., Jacobsen J. V., Ashford A. E. Involvement of the Golgi apparatus in the secretion of α-amylase from gibberellin-treated barley aleurone cells // Planta. 1986. Vol. 168. N 4. P. 447—452.

Heslop-Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // Lysosomes in biology and pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4. P. 525—576.

Jones R. L., Robinson D. G. Protein secretion in plants // New Phytol. 1989. Vol. 111. N 4. P. 567—597.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Kristen U., Lockhausen J. The leaf glands of *Veronica beccabunga* L.: ultrastructure and possible pathway of secretion // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 147—156.

Kristen U., Lockhausen J., Menhardt W., Dallas W. J. Computer-generated three-dimensional representation of dictyosomes reconstructed from electron micrograhps of serial ultrathin sections // J. Cell Sci. 1989. Vol. 93. Pt 2. P. 385—389.

Lloyd F. E. The carnivorous plants // Chronica Botanica. N. Y., 1942. P. 194—212.

Mangeat P., Devilliers G., Regaya F. Presence of an immunologically-defined class of peri-Golgi vesicles in cultured mammalian cells // Biol. Cell. 1990. Vol. 69. N 1. P. 17—25.

Mollenhauer H. H., Morré D. J. Perspectives on Golgi apparatus form and function // J. Electron. Microsc. Techn. 1991. Vol. 17. N 1. P. 2—14.

Morré D. J., Mollenhauer H. H. The endomembrane concept: a funcional integration of endoplasmic reticulum and Golgi apparatus // Dynamic aspects of plant ultrastructure. London, 1974. P. 84—137.

Noguchi T. Numerical and structural changes in dictyosomes during zygospore germination of *Closterium ehrenbergii* // Protoplasma. 1988. Vol. 147. P. 135—142.

Orci L., Tagaya M., Amherdt M. et al. Brefeldin A, a drug that blocks secretion, prevents the assembly of non-clathrin-coated buds in Golgi cisternae // Cell. 1991. Vol. 64. N 6. P. 1183—1195.

Record R. D., Griffing L. R. Convergence of the endocytic and lysosomal pathways in soybean protoplasts // Planta. 1988. Vol. 176. N 4. P. 425—432.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells // New Phytol. 1980a. Vol. 86. N 3. P. 279—296.

Robins R. J., Juniper B. E. The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. II. Storage and synthesis of the secretory proteins // New Phytol. 1980b. Vol. 86. N 3. P. 297—311.

Robinson D. G., Kristen U. Membrane flow via the Golgi apparatus of higher plant cells // Int. Rev. Cytol. 1982. Vol. 77. P. 89—127.

Roth J. Localization of glycosylation sites in the Golgi apparatus using immunolabeling and cytochemistry // J. Electron. Microsc. Techn. 1991. Vol. 17. N 2. P. 121—131.

Rothman J. E., Orci L. Movement of proteins through the Golgi stack: a molecular dissection of vesicular transport // FASEB J. 1990. Vol. 4. N 5. P. 1460—1468.

Schnepf E. Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. III. Cytologische Veränderungen in den Drüsen von *Drosophyllum* während der Verdauung // Planta. 1963. Bd 59. H. 4. S. 351—379.

Schnepf E., Busch J. Morphology and kinetics of slime secretion in glands of *Mimulus tilingii* // Z. Pflanzenphysiol. 1976. Vol. 79. N 1. P. 62—71.

Shannon T. M., Steer M. W. The root cap as a test system for the evaluation of Golgi inhibitors. I. Structure and dynamics of the secretory system and response to solvents // J. Exp. Bot. 1984. Vol. 35. N 160. P. 1697—1707.

Steer M. W. Understanding cell structure. Cambridge, 1981. 126 p.

Vassilyev A. E. Developmental and comparative ultrastructure of glandular hairs in the two *Urticaceae*. I. *Urtica dioica* // Nord. J. Bot. 1994. Vol. 14. N 5. P. 531—545.

Weibel E. R. Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology // Int. Rev. Cytol. 1969. Vol. 26. P. 235—302.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 15 XII 1995

SUMMARY

The intensity of enzyme secretion by the digestive glands of the carnivorous water plant *Aldrovanda vesiculosa* has been studied using stereological methods. After 16 hour of artificial or natural feeding the secretory cells increased in size. It resulted from both the vacuole expansion and the cytoplasm synthesis. The stimulation induced the endomembrane system activation which was manifested by the complex of qualitative and quantitative characters. The first was the spatial redistribution of rough endoplasmic reticulum (RER): the aggregations of RER cisternae characteristic of unstimulated glands were dispersed after stimulation. Quantitative changes were the rise of the absolute volumes and volume densities of RER and Golgi apparatus (GA); the increase in the

numerical densities of the dictyosomes, trans-Golgi reticulum, secretory and transport vesicles as well as the growth of the dictyosome diameter. All these changes clearly indicate that the RER and GA are involved in the biosynthesis, modification and secretion of enzymes. Maximal activity of the endomembrane system was observed by the first day after stimulation. Thereafter the synthetic processes ceased and cell vacuolation started accompanied by the loss of cell organelles. In some glands the cells became highly vacuolated and almost devoid of organelles which made their involvement in the second digestive cycle very unlikely.

УДК 581.527.5 : 551.794

© К. В. Кременецкий, Г. М. МакДональд, Р. О. Галабала, А. С. Лавров,
О. А. Чичагова, К. Е. Пустовойтов

ОБ ИЗМЕНЕНИИ СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ В ГОЛОЦЕНЕ[1]

K. V. KREMENETSKI, G. M. MACDONALD, R. O. GALABALA, A. S. LAVROV, O. A. CHICHAGOVA, K. E. PUSTOVOITOV. ON THE HOLOCENE SHIFTS OF NORTHERN LIMITS OF SOME SPECIES OF TREES AND SHRUBS

Проанализированы результаты радиоуглеродного датирования остатков ели, лиственницы, березы, кедрового стланика, ольховника, смородины, малины, голубики, клюквы. Построены картосхемы, где проиллюстрирован сдвиг северной границы ареалов деревьев и кустарников в зону современной тундры. Выявлены хронологические рамки продвижения на север ареалов деревьев и кустарников.

Проблема колебания в прошлом северной границы ареалов основных видов деревьев и кустарников на севере Европейской России и в Сибири рассматривалась различными исследователями с нескольких точек зрения. Во-первых, на нее обращали внимание в связи с более общей проблемой, касающейся выяснения факторов, определяющих современную границу леса на севере и изменения положения северной границы лесов в прошлом. Во-вторых, эта проблема затрагивалась попутно при реконструкции условий обитания мамонтов в Сибири. Вопрос об изменении северной границы ареалов основных лесообразующих хвойных пород Сибири рассматривался К. В. Кременецким (1994) в связи с изучением истории этих ареалов в голоцене.

Впервые на находки ископаемой древесины в современной тундре обратили внимание в XIX в. исследователи Сибири А. Ф. Миддендорф (1860—1869) и Э. В. Толь (1897). Позднее историю формирования северной границы леса изучали ботаники, палеогеографы и геологи (Толмачев, 1931; Зубков, 1948; Мирошников, 1958). Б. А. Тихомиров (1941) обобщил материалы по арктическим районам России и составил схемы изменения северной границы ареалов многих деревьев, кустарников и трав. С конца 30-х годов XX в. при рассмотрении вопроса о сдвиге на север в прошлом границ ареалов деревьев стали использоваться данные спорово-пыльцевого анализа (Кац, Кац, 1946; Левковская, 1977). С появлением радиоуглеродного метода открылась возможность абсолютного датирования фаз развития растительности арктических районов. Радиоуглеродные датировки образцов субфоссильной древесины обсуждались в ряде работ (Никольская, 1982; Алексеев и др., 1986; Украинцева, 1991).

Накопленный за последние десятилетия большой фактический материал, полученный с применением радиоуглеродного датирования для ранее не исследованных районов, позволяет по-новому подойти к этому вопросу. В данной работе мы сосредоточили внимание на рассмотрении радиоуглеродных датировок субфоссильных образцов древесины, а также результатов ботанического определения остатков (хвои, коры, древесины) из датированных торфяников и трупов мамонтов. На рис. 1 показано расположение 67 рассмотренных местонахождений. Список точек приведен

---

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Международного научного фонда и Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 51000 и 51300).

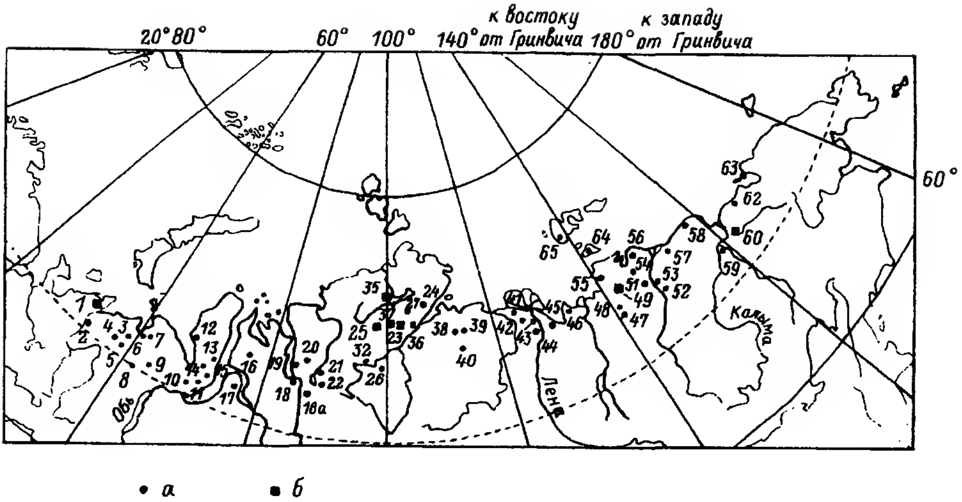


Рис. 1. Расположение точек (*а, б*) фактического материала.

1—65 — номера точек; на рис. 1—7 и в табл. 1—5 они идентичны. *б* — точки, в которых близко сосредоточено несколько местонахождений, что не позволяет их нанести при данном масштабе карты: *1* объединяет точки *1* и *1а*; *23* — *23, 29, 30* и *31*; *25* — *24* и *33*; *35* — *34* и *35*; *37* — *28* и *37*; *49* — *49* и *50*; *60* — *60* и *61*.

в табл. 1. На всех рисунках и во всех таблицах статьи сохранена единая нумерация точек. Были использованы как литературные данные (в табл. 1 приведены источники), так и датировки образцов древесины (стволов и пней), отобранных авторами данной статьи во время геолого-съемочных работ Объединения «Аэрогеология». Серия образцов была собрана во время совместных российско-канадских полевых работ, проводившихся в 1993—1995 гг., которыми руководили А. А. Величко и Г. М. МакДональд, и продатирована в Радиоуглеродной лаборатории Института географии РАН (Величко и др., 1996).

В позднеледниковье на свободных ото льда территориях на севере России господствовали открытые безлесные пространства тундрового, тундростепного и холодностепного облика. Древесная растительность сохранялась в лучше увлажненных и защищенных местообитаниях, например в долинах рек (Кривоногов, 1988; Развитие ландшафтов..., 1993). С началом глобального потепления в конце позднеледниковья и начале голоцена произошло быстрое распространение лесов по территории России. Северная граница ареалов деревьев и некоторых кустарников в первой половине голоцена значительно отличалась от современной.

Ель *Picea obovata* Ledeb.

Ель — эдификатор темнохвойных лесов. На рис. 2 показана северная граница ареала ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. (Правдин, 1975). В ископаемом состоянии остатки ели встречаются довольно часто, в том числе и за пределами ее современного ареала (Кривоногов, 1988). Датировки остатков ели из местонахождений, расположенных у современной границы ее ареала и севернее, приведены в табл. 2.

Согласно палинологическим и палеоботаническим данным, во время сартанского (валдайского) оледенения ель сохранялась в рефугиумах в Приуралье, на Урале и на юге Сибири. В конце позднеледниковья—начале голоцена произошло быстрое распространение ели по Сибири и Восточной Европе (Хотинский, 1977).

Вскоре после даты 10 000 лет назад (далее — л.н.) ель росла на Полярном Урале (Сурова и др., 1975) (рис. 1, *9*), около 9500 л. н. — в районе устья р. Оби и в долине р. Енисей севернее Полярного круга (Кинд, 1974). Таким образом, в бассейне р. Оби и на Урале уже около 9500 л. н., т. е. в начале бореального периода голоцена, ель

ТАБЛИЦА 1

Список точек к рис. 1—7 и табл. 1—5

Номер точки	Название разреза	Географические координаты		Источник
		с. ш.	в. д.	
1	Вандэйто	67°55′	50°40′	А. С. Лавров
1а	PS-3	67°58′	51°35′	Величко и др., 1996
2	Мархида	67°07′	52°27′	Арсланов и др., 1975
3	Хоседа	67°05′	59°25′	А. С. Лавров
4	Хорей-Вер	67°25′	58°05′	»
5	Колва	67°40′	58°25′	»
6	Море-Ю-2	67°52′	60°05′	»
7	Море-Ю	68°15′	60°00′	Арсланов и др., 1975
8	Мамонтова Курья	66°35′	62°20′	А. С. Лавров
9	Мал. Хадата	67°37′	66°00′	Сурова и др., 1975
10	Хадыта-Яха	67°40′	70°20′	Шиятов, Ерохин, 1990
11	Юрибей-26	68°21′	71°53′	Васильчук и др., 1983
12	Марре-Сале	69°43′	66°50′	Чичагова, Черкинский, 1988
13	Яптик-Сале-12	69°23′	72°33′	Васильчук и др., 1983
14	Юрибей-17	68°40′	71°40′	То же
15	Юрибей-19	68°30′	72°15′	» »
16	Юрибей (мамонт)	70°18′	75°55′	Украинцева, 1982
17	Пойлова-Яха	68°20′	76°30′	Данилов, Полякова, 1978
18	Мал. Хета	69°34′	84°32′	Кинд, 1974
18а	РАСТ-5	69°30′	86°34′	Величко и др., 1996
19	Мыс Каргинский	69°57′	83°35′	Фирсов и др., 1974
20	РАСТ-4	70°23′	87°44′	Величко и др., 1996
21	Ураихалат	70°05′	88°05′	Бадинова и др., 1976
22	Микчанда	69°48′	91°15′	То же
23	Оз. Кокора	72°55′	101°20′	Культина и др., 1974
24	Бол. Лесная Рассоха	74°20′	108°30′	Белорусова и др., 1987
25	Ладоннах Г-119 •	72°00′	96°20′	Никольская, 1982
26	ХХ-44	70°49′	99°05′	То же
27	Р-139	74°05′	105°22′	» »
28	Каламиссамо И-96	73°48′	100°40′	» »
29	А-237	73°03′	101°20′	» »
30	А-318	73°18′	102°38′	» »
31	Оз. Мосун	72°47′	104°13′	» »
32	Боганида-9	70°54′	95°16′	Никольская и др., 1980
33	Боганида-14	72°00′	98°15′	То же
34	Оз. Таймыр-6	74°33′	100°32′	» »
35	Оз. Таймыр-23	74°32′	100°30′	» »
36	Устье р. Бол. Балахня	73°38′	107°10′	» »
37	Курулушка	73°19′	100°35′	Никольская, 1982
38	Мус-Хая	73°12′	114°11′	Р. О. Галабала
39	Салга	73°12′	115°23′	»
40	Эбелях	71°00′	114°00′	Алексеев и др., 1986
41	Омогуян-Юряге	72°24′	125°00′	Р. О. Галабала
42	Р. Келиняр	71°36′	125°22′	»
43	Булькур (РАСТ-8)	71°52′	127°01′	Величко и др., 1996
44	Чекуровка	71°05′	127°27′	Коржуев, Федорова, 1970
45	Сого (РАСТ-7)	71°30′	128°56′	К. В. Кременецкий
46	Р. Орто-Стан	71°35′	132°30′	Р. О. Галабала
47	Уяндина	69°05′	140°55′	Костюкевич и др., 1978
48	Иргичэн	69°20′	140°45′	То же
49	Хрома	70°39′	143°00′	Каплина, Ложкин, 1982
50	Р. Хрома-1	70°40′	125°00′	Р. О. Галабала
51	Омук-Сээне	70°47′	146°44′	Лаврушин и др., 1963
52	Бол. Эрча	69°44′	149°05′	То же

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Номер точки	Название разреза	Географические координаты		Источник
		с. ш.	в. д.	
53	Шаманово	69°59′	147°35′	Лаврушин и др., 1963
54	Берелех	71°30′	145°00′	Мочанов, 1977
55	Чокуурдаах	72°15′	140°15′	Тараканов и др., 1976
56	Хопташинский Яр	72°10′	146°50′	Р. О. Галабала
57	Р. Керемесит	70°39′	150°25′	»
58	Бол. Куропаточья	71°04′	156°10′	Каплина, Ложкин, 1982
59	Дуванный Яр	68°38′	159°10′	То же
60	Станчиковский Яр	68°18′	161°20′	» »
61	Молотковский Камень	68°13′	161°55′	» »
62	Раучуа	69°28′	166°30′	Воскресенский, Плахт, 1982
63	О-в Бол. Раутан	69°45′	170°05′	Вейнбергс и др., 1976
64	О-в Бол. Ляховский	73°20′	142°00′	Каплина, Ложкин, 1982
65	Балыктах	75°27′	139°08′	Макеев и др., 1989

достигла современной границы своего ареала. В долине р. Енисей, судя по находкам шишек ели в долине р. Мал. Хета (табл. 2, *18*), и близ г. Дудинка (табл. 2, *18а*) ель достигла современной северной границы своего ареала около 8800—8500 л. н.

Данные о северо-восточной части современного ареала ели отрывочны, но можно полагать, что между 9000 и 8000 л. н. ель достигла современной границы своего распространения и в районе нижнего течения р. Лены. Большой интерес представляет

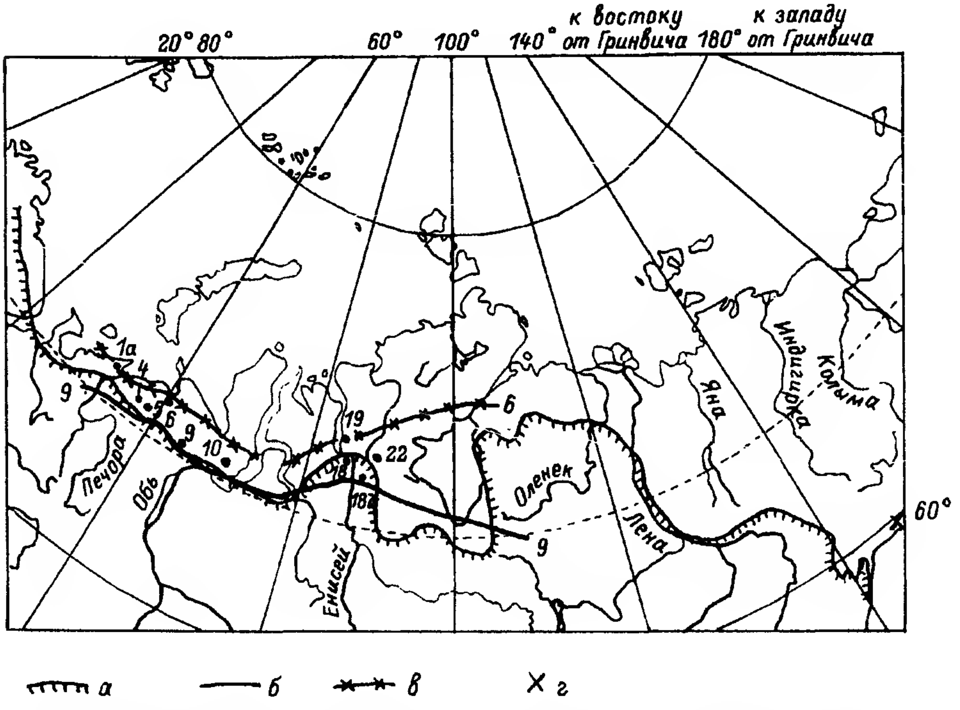


Рис. 2. История изменения северной границы распространения ели *Picea obovata* в голоцене.

Положение границы: *а* — современное (Ареалы..., 1977); *б* — 9000 л. н.; *в* — 6000 л. н.; *г* — изолированное местонахождение ели. Возраст остатков ели указан в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Датировки ископаемой древесины ели *Picea obovata*

Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер
1a	4092±49	ИГРАН-1604
4	7690±90	МГУ-222
	7830±80	ЛУ-607
5	7640±60	ЛУ-1241
6	6940±70	ЛУ-1116
8	5160±90	ЛУ-1770
9	8670±100	Tln-85
10	6550±161	ИЭРЖ-75
18	8500±250	ГИН-26
	6800±200	ГИН-25
	4610±120	ЛЕ-382
18a	8810±80	ИГРАН-1492
19	6080±80	СОАН-68
	5600±50	СОАН-67
	5120±80	СОАН-66
	5320±40	СОАН-65
	4900±80	СОАН-64
	4490±20	СОАН-63
	4330±170	СОАН-58
22	7470±80	ЛГ-108

островное местонахождение *Picea obovata* в долине р. Ямы (59°40′ с. ш., 154° в. д.) к востоку от г. Магадана (Науменко, 1964). До сих пор недостаточно данных, для того чтобы судить о времени происхождения и изоляции этого местонахождения от основного ареала, от которого оно отдалено на 600—650 км.

На основании палеоботанических и палинологических данных можно говорить о значительном продвижении *Picea obovata* севернее современной границы ее ареала (рис. 2; табл. 2). По палинологическим данным, в конце бореального периода ель произрастала в бассейне р. Котуй (Бардеева и др., 1980) и в горах Полярного Урала (табл. 2, *9*). Проникновение *Picea obovata* в горы Путорана и на Полярный Урал было связано с повышением летней температуры.

В атлантический период голоцена ель росла на юге Большеземельской тундры (табл. 2, *4—6*). Продвижение *Picea obovata* на север на востоке Большеземельской тундры подтверждается палинологическими данными (Болиховская и др., 1988). Как и в настоящее время, в атлантический период ель образовывала границу леса в Большеземельской тундре; она росла на юге п-ова Ямал, доходила почти до 70° с. ш. в бассейне р. Енисей. В атлантическом периоде распространение еловых лесов было максимальным в горах Полярного Урала (Сурова и др., 1975) (табл. 2, *9*).

Палинологические данные (Никольская и др., 1980; Никольская, 1982) позволяют предположить, что во второй половине атлантического периода на севере Восточной Сибири ель распространилась до 72° с. ш. Кроме того, хвоя ели была отмечена в недатированном голоценовом торфянике (разрез И-10; 72°12′ с. ш., 102°32′ в. д.) к северу от р. Хатанги (Никольская, 1982). Тихомиров (1941) нашел остатки *Picea obovata* в торфяниках на побережье бухты Тикси. Однако данных радиоуглеродного датирования для этого района до сих пор нет.

С началом суббореального периода голоцена (4500 л. н.) условия произрастания ели на северном пределе ее распространения ухудшились, северная граница ее ареала на северо-востоке Европейской России и в Сибири отступила на юг до ее современного положения. В Малоземельской тундре ель еще росла около 4000 л. н. (табл. 2, *1a*). На востоке Большеземельской тундры (Болиховская и др., 1988) современное положение границы ели установилось к концу суббореального периода.

С ухудшением климата в суббореальном периоде следует связывать изоляцию островного елового леса «Море-Ю» в Большеземельской тундре от сплошного ареала ели (Толмачев, Токаревских, 1968; Кожевников, Украинцева, 1992).

Лиственница *Larix* sp. sp.

На севере России произрастает несколько близкородственных видов лиственницы: *Larix sibirica* Ledeb., *L.* × *czekanowskii* Szaf., *L. Gmelini* (Rupr.) Rupr. (Ареалы..., 1977). Ареалы этих видов перекрывают друг друга. Ископаемые остатки лиственницы в местах совместного произрастания нескольких видов, как правило, не различаются. Поэтому в настоящей статье мы рассматриваем положение границы ареала лиственницы на родовом уровне (рис. 3). Лиственница образует северную границу лесной растительности на Урале и на большей части территории Сибири (Дылис, 1947).

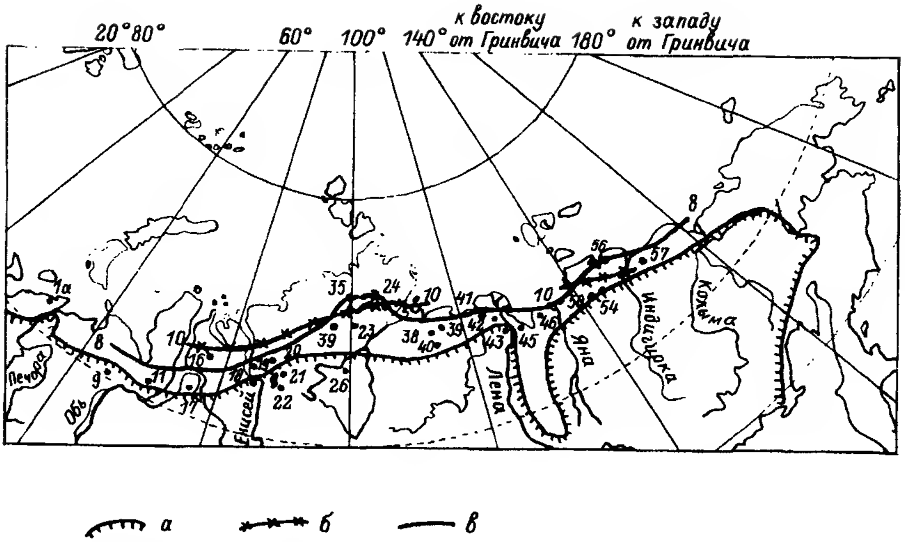


Рис. 3. История изменения северной границы распространения лиственнницы в голоцене.

Положение границы: *а* — современное (Ареалы..., 1977; с изменениями по: Кожевников, 1989); *б* — 10 000 л. н.; *в* — 8000 л. н. Возраст остатков лиственницы указан в табл. 3.

В ископаемом состоянии лиственница встречается чаще других хвойных пород (Кривоногов, 1988). В табл. 3 приведены датировки макроостатков лиственницы из местонахождений, расположенных у современной границы ее ареала и севернее.

Палеоботанические данные показывают, что в эпоху сартанского (валдайского) оледенения лиственница не имела сплошного ареала, однако изолированные ее местонахождения были более многочисленными, чем у других хвойных. В наиболее благоприятных местообитаниях лиственница сохранялась, вероятно, во всех частях современного ареала. Около 15 000 л. н. лиственница росла на севере Гыданского п-ова (табл. 3, *16*), т. е. значительно севернее современной границы ареала в этом районе, около 13 500 л. н. — в долинах рек в районе Берелеха, на Северо-Сибирской низменности (табл. 3, *54*). Таким образом, в позднеледниковье на севере Сибири летняя температура была достаточно высокой для произрастания лиственницы. Этому способствовало также и усиление континентальности климата вследствие осушения значительной части сибирского шельфа из-за регрессии Мирового океана.

О распространении лиственницы в Сибири на рубеже позднеледниковья и голоцена имеются более подробные данные. На севере Западной и Восточной Сибири в это время граница ареала лиственницы проходила гораздо севернее ее современного положения. На Гыданском п-ове лиственница росла на широте 70°18′ (табл. 3, *16*), на п-ове Таймыр около 11 000—10 000 л. н. — на широте 74°20′ (табл. 3, *24*).

На Тазовском п-ове (табл. 3, *17*) около 9000 л. н. лиственница занимала II надпойменную террасу р. Пойлова-Яха (Данилов, Полякова, 1978). Сегодня редкие низкоствольные экземпляры лиственницы встречаются только на хорошо дренированных участках высокой поймы. Концом бореального периода датированы находки древесины в горах Полярного Урала (табл. 3, *9*), на юге п-ова Ямал (табл. 3, *10*). В тундре к северу от оз. Пясина (табл. 3, *20*) в атлантический период росли крупные экземпляры лиственницы, в прикорневой части достигающие 40 см в диам. (ИГАН-1489, ИГАН-1490).

Судя по находкам датированных остатков лиственницы в современной тундре, в Малоземельской тундре (табл. 3, *1а*) на юге п-ова Ямал и на п-ове Таймыр вплоть до конца атлантического периода голоцена граница ареала лиственницы проходила гораздо севернее, чем в настоящее время. В середине атлантического периода (около

ТАБЛИЦА 3

Датировки ископаемой древесины лиственницы

Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер	Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер
1а	4815±83	ИГАН-1600	*22*	7470±80	ЛГ-108
	3579±46	ИГРАН-1603	*23*	5180±150	ИМ-28
	3729±53	ИГРАН-1606	*24*	10500±500	ИМ-671
	5027±51	ИГРАН-1607		5970±70	ИМ
	5202±53	ИГРАН-1608	*25*	5500±100	ГИН-979
	5227±52	ИГРАН-1609	*26*	9000±150	ГИН-680
9	8670±100	Tln-85	*28*	8220±120	ГИН-1198
10	7797±164	ИЭРЖ-73	*29*	7510±120	ГИН-147а
	7820±197	ИЭРЖ-74	*30*	6180±150	ГИН-1328
	7642±213	ИЭРЖ-76	*31*	5470±120	ГИН-1314
	8401±233	ИЭРЖ-77	*32*	8600±70	ГИН-665
	7997±198	ИЭРЖ-78	*33*	8250±100	ГИН-812
	8182±227	ИЭРЖ-79	*35*	6110±50	ГИН-1294
	7733±216	ИЭРЖ-80		6100±50	ГИН-1295
11	4900±250	БашГИ-67	*36*	7830±80	ГИН-807
16	15000±250	ВСЕГИНГЕО		7620±40	ГИН-804
	10000±70	ЛУ-1153	*37*	6580±60	ГИН-777
	9730±100	МГУ-763	*38*	3420±50	ГИН-3303
17	9000±80	МГУ-521		6530±40	ГИН-3309
18	8500±250	ГИН-26	*39*	7500±80	ГИН-3299
	6800±200	ГИН-25	*40*	7410±40	ГИН-1608
	4610±120	ЛЕ-382	*41*	7720±50	ГИН-5041
19	6080±80	СОАН-68	*42*	3490±40	ГИН-6109
	5600±50	СОАН-67	*43*	5722±53	ИГАН-1506
	5120±80	СОАН-66		6101±71	ИГАН-1515
	5320±40	СОАН-65		4239±56	ИГАН-1518
	4900±80	СОАН-64		4614±59	ИГАН-1519
	4490±20	СОАН-63		6554±81	ИГАН-1520
	4330±170	СОАН-58		1063±45	ИГАН-1521
20	3701±43	ИГАН-1486		6517±88	ИГАН-1522
	3191±42	ИГАН-1487		4549±69	ИГАН-1524
	6499±47	ИГАН-1479		7014±65	ИГАН-1525
	6923±60	ИГАН-1481	*45*	7744±62	ИГАН-1517
	7712±62	ИГАН-1484	*46*	7700±100	МАГ-535
	8320±129	ИГАН-1488	*50*	6760±100	МАГ-469
	7974±58	ИГАН-1489	*54*	10600±90	ЛЕ-998
	7649±70	ИГАН-1490		12930±80	ГИН-1021
	6096±51	ИГАН-1491		13420±200	ИМ-152
21	16220±370	ЛГ-109	*56*	8980±100	МАГ-642
			57	8260±100	МАГ-480

6000 л. н.) северная граница распространения лиственницы в центре п-ова Таймыр проходила по северному берегу оз. Таймыр (74°32′ с. ш.) (рис. 3; табл. 3, *35*).

Восточнее п-ова Таймыр, между устьем р. Хатанги и долиной р. Лены, лиственница в атлантический период подходила близко к современному побережью моря Лаптевых. Лиственница росла в долине р. Лены вплоть до ее дельты.

В настоящее время лиственница по долине р. Лены доходит до 72°15′—72°20′ с. ш. Координаты самого северного местонахождения лиственницы на материковом берегу Оленекской протоки — 72°20′ с. ш., 125°55′ в. д. Лиственница низкорослая, размножается вегетативным способом с помощью корневых побегов, растет на склонах южной экспозиции, защищенных от северного ветра. Самые северные местонахождения лиственницы представлены стелющимися стланиковыми формами, приуроченными к депрессиям микрорельефа (Полозова, 1961).

Серия образцов древесины лиственницы была отобрана летом 1994 г. во время Российско-Канадской экспедиции на левобережную часть долины р. Лены напротив о-ва Тит-Ары (табл. 3, *43*). К. В. Кременецким и Р. О. Галабалой в долине р. Булькур были найдены полуископаемые пни лиственницы in situ атлантического возраста (ИГАН-1525, ИГАН-1520), достигающие 30—40 см в диам. в прикомлевой части. Находки свидетельствуют об общем продвижении лиственницы на север в долине р. Лены. Вместо современного стланика и криволесья в местах, защищенных от холодного северного ветра (на склонах южной экспозиции и в замкнутых понижениях), росли крупные экземпляры. Растительный покров носил лесотундровый характер, что в настоящее время в долине р. Лены отмечается южнее, около 70°40′—70°50′, между пос. Кюсюр и устьем р. Эйкит. Молодая датировка (ИГАН-1521) получена по тонким корням лиственницы, погребенным под эоловыми отложениями на поверхности террасы долины р. Лены на глубине около 1 м. Судя по датам, крупные экземпляры лиственницы исчезли из района о-ва Тит-Ары в начале суббореального периода голоцена (примерно к 4200 л. н.).

Во второй половине бореального периода и в атлантическом периоде на территории между дельтами рек Лены и Индигирки лиственница доходила до современного побережья Ледовитого океана (табл. 3, *45, 46, 56, 57*).

Распределение имеющихся к настоящему времени радиоуглеродных датировок остатков лиственницы указывает на то, что наибольшее ее распространение в зоне современной тундры имело место в бореальный период голоцена и в первой половине атлантического. На п-ове Таймыр северная граница распространения лиственницы начиная с 6000 л. н. постепенно смещалась к югу. Наиболее существенное сокращение ее ареала произошло между 5000 и 4500 л. н. Только на рубеже атлантического и суббореального периодов голоцена в связи с ухудшением климата северная граница ареала лиственницы окончательно приняла современные очертания (рис. 3). В Малоземельской тундре (табл. 3, *1а*), в южной тундре севернее оз. Пясина (табл. 3, *20*) и в низовьях р. Лены (табл. 3, *42*) лиственница росла севернее своего современного ареала вплоть до середины суббореального периода и впоследствии отступила на юг.

Раздробленность границы ареала *Larix sibirica* на п-ове Ямал на мелкие изолированные островки, которую Н. В. Дылис (1947) считал признаком современного сокращения ареала, очевидно, возникла не позднее середины суббореального периода при общем отступании лиственницы на юг. Тогда же произошла изоляция от основного ареала и островных местонахождений лиственницы на севере Архангельской обл. (Дылис, 1947).

Древовидная береза *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth.

Древовидная береза является обычным и очень распространенным компонентом лесной растительности. Широкие ареалы имеют 2 вида древовидных берез — *Betula pubescens* и *B. pendula* (Ареалы..., 1977). Радиоуглеродное датирование макроостатков из разных частей современной тундровой зоны (рис. 4; табл. 4) позволяет проследить динамику изменения северного предела произрастания древовидной березы.

В Большеземельской тундре 9000—8000 л. н. береза доходила до современного побережья Баренцева моря (табл. 4, *1, 3, 7*), на п-ове Ямал около 8500—8000 л. н. — почти до 70° с. ш. На востоке Тазовского п-ова (табл. 4, *17*) она росла на II надпойменной террасе. В настоящее время ее редкие экземпляры встречаются там только на хорошо дренированных участках высокой поймы (Данилов, Полякова, 1978). Около 8000 л. н. на Полярном Урале береза произрастала на бóльших высотах,

ТАБЛИЦА 4

Датировки ископаемой древесины березы

Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер	Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер
1	8120±70	ЛУ-682	*19*	2420±15	СОАН-55
1a	3785±56	ИГАН-1602	*32*	8600±70	ГИН-665
2	9310±60	ЛУ-552	*33*	8250±100	ГИН-812
3	8730±70	ЛУ-1111	*40*	7410±40	ГИН-1608
7	9190±60	ЛУ-684	*42*	8520±40	ГИН-6108
	8840±70	ЛУ-657	*44*	5610±200	Мо-215а
	8060±60	ЛУ-656	*47*	8520±320	ИМ-307
12	8020±80	ИГАН-368	*48*	11500±500	ИМ-306
13	8700±500	МГУ-713	*49*	9200±100	МАГ-460
14	7460±100	МГУ-714	*51*	7820±210	Мо-233
15	7020±100	МГУ-712	*52*	4470±280	Мо-229
17	9000±80	МГУ-521	*53*	8670±270	Мо-232
18	8500±250	ГИН-26	*55*	8950±100	МГУ-230
	6800±200	ГИН-25	*58*	9315±150	МАГ-123
	4610±120	ЛЕ-382	*59*	5400±110	МГУ-470
19	6080±80	СОАН-68	*60*	8330±120	МАГ-166
	5600±50	СОАН-67		7100±100	МГУ-424
	5120±80	СОАН-66		6000±300	ГИН-329
	5320±40	СОАН-65	*61*	8350±100	МГУ-426
	4900±80	СОАН-64	*62*	9488±170	МГУ-644
	4490±20	СОАН-63	*63*	10980±450	Ri-91
	3880±150	СОАН-57		9341±250	Ri-98
	3375±35	СОАН-56		8748±180	Ri-99

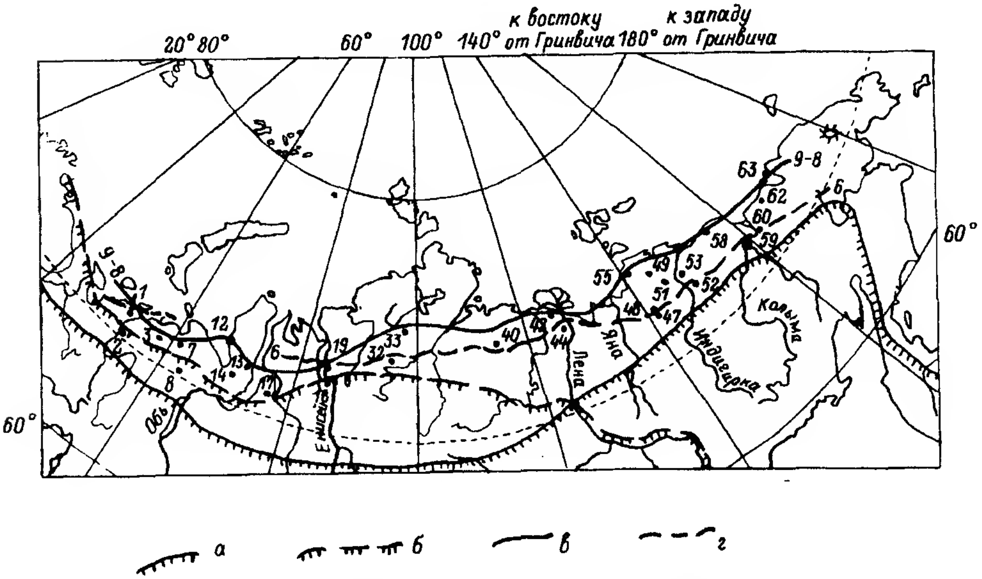


Рис. 4. История изменения северной границы распространения древовидной березы в голоцене.

Положение границы: *а, б* — современное (Ареалы..., 1977; с изменениями по: Кожевников, 1989) (*а* — *Betula pubescens*, *б* — *B. pendula*); *в* — 9000—8000 л. н.; *г* — 6000 л. н. Возраст остатков березы указан в табл. 4.

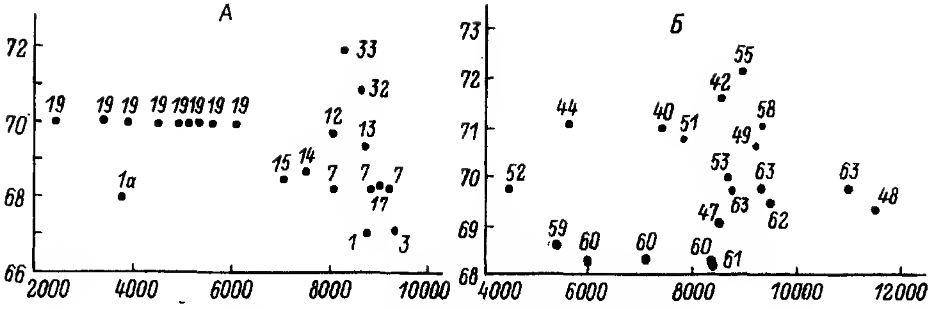


Рис. 5. Широтное распределение остатков древовидной березы, датированных радиоуглеродным методом, севернее современной границы ее ареала.

А — Малоземельская и Большеземельская тундры, п-ов Ямал, низовья рек Енисей, Таймыр; *Б* — низовья рек Лены и Колымы, Северо-Сибирская низменность. По осям абсцисс — возраст, лет назад; по осям ординат — географическая широта, град. с. ш. Номера точек соответствуют приведенным в табл. 1 и 4.

чем сейчас (Сурова и др., 1975) (табл. 1, *9*). На п-ове Таймыр около 8250 л. н. древовидная береза распространялась до 72° с. ш. (табл. 4, *33*). В начале атлантического периода она росла на широте 71° с. ш. в бассейне р. Анабар (табл. 4, *40*). Значительным был сдвиг северной границы ее ареала в низовьях р. Лены (табл. 4, *42*, *44*) и на Северо-Сибирской низменности.

На рис. 5 показаны схемы широтного распределения датированных радиоуглеродным методом остатков древовидной березы, найденных севернее современной границы ее ареала. Кроме датировок остатков из Малоземельской тундры (табл. 4, *1а*) и низовьев р. Енисей (табл. 4, *18*, *19*), бóльшая их часть из Большеземельской тундры, с полуостровов Ямал и Таймыр (рис. 5, *А*) приходится на интервал 8000—9000 л. н. Две датировки остатков с п-ова Ямал находятся в интервале времени 7000—8000 л. н.

Для низовьев рек Лены, Колымы и Северо-Сибирской низменности имеются более подробные данные (рис. 5, *В*). Уже в конце позднеледниковья, около 10 800—11 800 л. н., существовали местонахождения древовидной березы, распространившейся вплоть до 69°45′ с. ш. — района современного о-ва Бол. Раутан (табл. 4, *63*). Наибольшее количество голоценовых датировок укладывается в рамки бореального и начала атлантического периодов — 9500—7000 л. н. Временем около 9000 л. н. датирована самая северная находка древесины березы в Сибири — в районе горы Чокуурдаах, 72°15′ с. ш. (табл. 4, *55*).

После 7000 л. н. местонахождения древовидной березы в низовьях р. Енисей и на северо-востоке Азиатской России известны южнее 70° с. ш. Только в долине р. Лены около 5800—5400 л. н. береза росла на широте 71°05′ с. ш. (табл. 4, *44*). На рубеже атлантического и суббореального периодов, около 4500 л. н., северная граница большей части ее ареала в России приняла современные очертания. В Малоземельской тундре береза еще росла около 3800 л. н. (табл. 4, *1а*). Близ устья р. Енисей (мыс Каргинский) (табл. 4, *19*) береза сохранялась вплоть до 2500—2400 л. н.

Можно выделить три фазы произрастания березы севернее современной границы ее ареала. Фаза конца позднеледниковья (11 800—10 800 л. н.) выделяется на Северо-Сибирской низменности и в низовьях р. Колымы, где береза распространялась почти до 70° с. ш. Фаза наибольшего продвижения древовидной березы на север, фиксируемая в Большеземельской тундре, а также в Сибири, приходится на интервал времени 9500—7000 л. н. Наконец, во второй половине атлантического периода, между 6000 и 4500 л. н., береза произрастала севернее современной границы своего ареала в Восточной Сибири и на Северо-Сибирской низменности, хотя и не заходила так далеко на север, как в более ранние фазы голоцена и конца позднеледниковья. В суббореальном периоде береза еще росла в Малоземельской тундре и в низовьях р. Енисей.

Очевидно, с ухудшением климата на рубеже атлантического и суббореального периодов голоцена следует связывать изоляцию от основного ареала островного местонахождения древовидной березы на Чукотке (Кожевников, 1989).

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel

Ареал *P. pumila* занимает большую часть российского Дальнего Востока. Северная граница *P. pumila* проходит южнее границы лиственницы, но гораздо восточнее — в бассейне р. Анадырь на Чукотке. На западе кедровый стланик доходит до бассейна р. Лены. Изолированные местонахождения *P. pumila* известны в бассейне р. Оленек (Тихомиров, 1949; Ареалы..., 1977).

Единственная к настоящему времени датированная находка коры *P. pumila* за пределами ареала была сделана в прослое торфа в I надпойменной террасе р. Лены у пос. Чекуровка (Коржуев, Федорова, 1970) (табл. 1, *44*). Возраст прослоя торфа 5610±200 л. н. (Мо-215а). Кора была определена как *Pinus* sp. Это может быть только *Pinus pumila*, поскольку ареалы других представителей рода *Pinus* слишком далеко отстоят от низовьев р. Лены. Семена *P. pumila* были обнаружены в недатированном голоценовом торфянике на востоке п-ова Таймыр (73°12′ с. ш., 100°37′ в. д.) (Никольская, 1982).

Эти находки, а также наличие современных изолированных местонахождений кедрового стланика в бассейне р. Оленек позволяют сделать вывод, что в благоприятных климатических условиях атлантического периода ареал *P. pumila* в Восточной Сибири значительно расширялся. Сокращение ареала *P. pumila* и изоляция его местонахождений в бассейне р. Оленек произошли, очевидно, при ухудшении климата после 5000—4500 л. н.

Ольховник *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar.

Ольховник очень широко распространен на большой части территории Сибири и на северо-востоке Европейской России. Этот кустарник заходит на север дальше, чем древесные породы (рис. 6). Абсолютные датировки древесины ольховника к

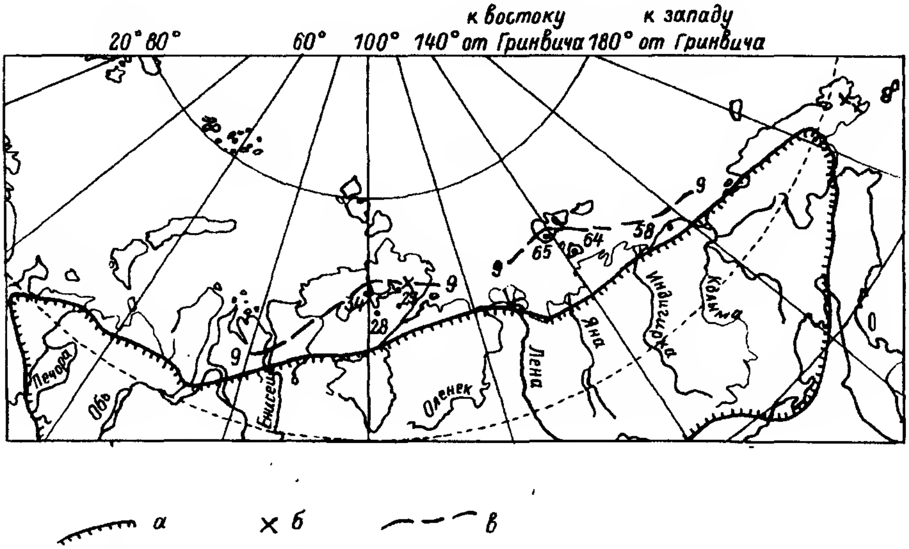


Рис. 6. История изменения северной границы распространения *Duschekia fruticosa* в Сибири в голоцене.

Положение границы: *а* — современное (Ареалы..., 1977; с изменениями по: Кожевников, 1989); *б* — изолированные местонахождения ольховника; *в* — 9000 л. н. Возраст остатков ольховника указан в табл. 5.

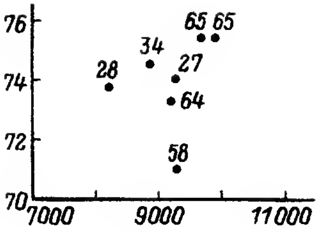


Рис. 7. Широтное распределение остатков *Duschekia fruticosa*, датированных радиоуглеродным методом, севернее современной границы ареала.

По оси абсцисс — возраст, лет назад; по оси ординат — географическая широта, град. с. ш. Номера точек соответствуют приведенным в табл. 5.

северу от современной границы его ареала сравнительно немногочисленны (табл. 5; рис. 6).

Выделяются три района находок древесины ольховника — п-ов Таймыр, Новосибирские о-ва и побережье Восточно-Сибирского моря между устьями рек Алазеи и Колымы (рис. 6). На рис. 7 показано широтное распределение датированных остатков *Duschekia fruticosa*, найденных севернее современной границы его ареала в Сибири. Эти датировки укладываются в хронологические рамки 10 000—8000 л. н. Находки ольховника, имеющие более поздние датировки, не выходят за пределы современного ареала.

Северный предел распространения ольховника на п-ове Таймыр в начале голоцена совпадает с северным пределом распространения лиственницы. В более восточных районах (на Новосибирских о-вах, на Северо-Сибирской низменности) ольховник продвигался на север дальше, чем лиственница.

Местонахождение ольховника к востоку от оз. Таймыр в бассейне р. Малахай-тари (~75°30′ с. ш., 108° в. д.) (рис. 6) (Кожевников и др., 1993) оказалось изолированным от основного ареала, очевидно, на рубеже атлантического и суббореального периодов.

Смородина *Ribes* sp.

Семя смородины *Ribes* sp. было обнаружено в кишечнике юрибейского мамонта (Станищева, 1982) (табл. 1, *16*). Ни один из 3 растущих в Сибири видов смородины не произрастает на Гыданском п-ове. Поскольку видового определения смородины сделано не было, палеогеографическая интерпретация этой находки затруднительна. Ближайшее к месту находки юрибейского мамонта местонахождение смородины *Ribes spicatum* Robson находится в низовьях р. Енисей, несколько южнее 70° с. ш. Судя по радиоуглеродным датировкам, сдвиг на север ареала смородины происходил около 9800—9400 л. н.

Малина обыкновенная *Rubus idaeus* L.

R. idaeus — ягодный кустарник, широко распространенный в подлеске лесов Восточной Европы и Западной Сибири, а также в бассейне р. Енисей. Несколько местонахождений малины известно в долине р. Енисей севернее Полярного круга: она доходит почти до 70° с. ш. (Ареалы..., 1986). За пределами современного ареала ее остатки были обнаружены в торфянике у мыса Каргинского (Фирсов и др., 1974) (табл. 1, *19*) и на западной окраине плато Путорана, близ оз. Лама (Бадинова и др., 1976) (табл. 1, *22*).

ТАБЛИЦА 5

Датировки ископаемой древесины *Duschekia fruticosa*

Номер точки	Дата, лет назад	Лабораторный номер
27	9300±100	ГИН-1322
28	8220±120	ГИН-1198
34	8850±250	ГИН-1298
58	9315±150	МАГ-123
64	9220±175	ИМ-215
65	9920±180	ЛУ-1468
	9700±150	ЛУ-1469

Судя по радиоуглеродным датировкам, расширение ареала *R. idaeus* в низовьях р. Енисей происходило около 9600 л. н., когда малина росла в районе мыса Каргинского (69°57′ с. ш.). Около 7500 л. н. *R. idaeus* росла на западной окраине плато Путорана, что свидетельствует о существенном смягчении природных условий, поскольку она вышла за пределы долины р. Енисей. В районе мыса Каргинского малина росла почти до конца атлантического периода голоцена (около 4900 л. н.). Впоследствии ареал *R. idaeus* сократился до современных размеров.

Голубика болотная *Vaccinium uliginosum* L.

V. uliginosum — низкорослый ягодный кустарничек с очень широким ареалом в бореальной зоне Евразии (Ареалы..., 1990). Листья и веточки голубики были найдены в двух разрезах на о-ве Котельном (Макеев и др., 1989) (табл. 1, *65*). Их возраст 9920±180 (ЛУ-1468), 9700±150 (ЛУ-1469) и 9080±80 л. н. (ЛУ-1467). Таким образом, около 10 000—9000 л. н. граница ареала голубики в Восточной Сибири была гораздо севернее современной.

Клюква болотная *Oxycoccus palustris* Pers.

O. palustris — ягодный кустарничек, растущий на болотах в лесной зоне на обширных пространствах Восточной Европы и Западной Сибири, на юге Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. В долине р. Енисей клюква заходит на север так же далеко, как и малина (Ареалы..., 1900). В торфянике у мыса Каргинского (Фирсов и др., 1974) (табл. 1, *19*) остатки клюквы были обнаружены в слоях возрастом 6000—3700 л. н. Клюква проникала дальше на север во второй половине атлантического периода и сохранялась близ устья р. Енисей в течение некоторого времени в начале суббореального периода голоцена.

Сдвиг северной границы ареалов деревьев и кустарников подтверждается и особенностями распределения современной флоры северных районов. Так, например, сейчас во флоре Большеземельской тундры присутствуют такие бореальные евразийские виды, как *Equisetum sylvaticum* L., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur., *Linnaea borealis* L., *Pyrola minor* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Trientalis europea* L., *Cirsium helenoides* (L.) Hill. и др. (Ребристая, 1977). Появление этих видов во флоре Большеземельской тундры связывается с голоценовым термическим максимумом. Это подтверждается и тем, что местонахождения этих видов явно разрознены и находятся в отдельных, локально благоприятных для их произрастания точках. Данные радиоуглеродного датирования остатков ели позволяют полагать, что проникновение бореальных евразийских и сибирских видов трав в Большеземельскую тундру было связано с атлантическим периодом голоцена.

Заключение

Исследования последних десятилетий позволили установить хронологию изменения северной границы ареалов деревьев и кустарников.

Причиной продвижения деревьев и кустарников севернее современной границы их ареалов в первой половине голоцена была более высокая, чем в настоящее время, летняя температура. При этом зимняя температура могла быть не выше современной. В начале голоцена уровень Мирового океана был ниже современного и арктический шельф был осушен (Развитие ландшафтов..., 1993), поэтому климат был более континентальный, чем сейчас.

Благоприятные условия для произрастания древесной растительности сохранялись вплоть до рубежа атлантического и суббореального периодов. Сокращение ареалов деревьев и кустарников в конце атлантического и в начале суббореального периодов могло произойти в результате понижения летней температуры.

Продвижение деревьев и кустарников к северу от современной границы их ареалов, по данным датирования ископаемых остатков, можно разделить на три фазы.

В фазу конца позднеледниковья (13 000—10 000 л. н.) отмечается произрастание в некоторых районах севера Сибири лиственницы и березы.

Фаза 10 000—8000 л. н. примерно соответствует пребореальному и бореальному периодам голоцена. В это время происходило продвижение на север березы, лиственницы и ольховника, а также некоторых кустарничков. Этому способствовал более низкий уровень моря, благодаря чему сохранялась большая континентальность климата. Эти представления подтверждаются палеоэнтомологическими исследованиями (Киселев, 1981). В энтомофаунах бореального периода из современной тундры северо-востока Сибири наряду с тундровыми и лесными видами присутствуют формы, типичные для криоксеротических энтомофаун позднего кайнозоя.

В фазу 8000—5000(4500) л. н. происходило продвижение на север ели, лиственницы, березы, кедрового стланика и кустарничков. Климат был менее континентальный, чем в бореальный период. Береза не продвигалась так далеко на север, как в бореальный период.

В конце атлантического периода границы ареалов древесных пород и кустарников постепенно отступали на юг. К началу суббореала северные границы ареалов в целом приняли современные очертания. В Малоземельской тундре, в низовьях р. Лены лиственница и береза, а в низовьях р. Енисей береза и некоторые кустарники сохранялись до середины суббореального периода.

Рассмотрение истории северной границы ареалов деревьев и кустарников в голоцене позволяет понять причины и время возникновения их изолированных местонахождений к северу от современной границы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев М. Н., Голубева Л. В., Лискун И. Г., Соколовская В. Т. Климатостратиграфия четвертичных отложений севера Восточной Сибири // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1986. № 55. С. 14—26.

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 164 с.; 1986. Т. 3. 181 с.

Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР. Л., 1990. 224 с.

Арсланов Х. А., Лавров А. С., Никифорова Л. Д. и др. О палеогеографии и геохронологии позднеледниковья на севере Печорской низменности // Вестн. ЛГУ. 1975. № 12. С. 86—93.

Бадинова В. П., Зубаков В. А., Ицикссн Е. М., Руднев Ю. П. Радиоуглеродные датировки лаборатории ВСЕГЕИ. Список III // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1976. № 46. С. 154—167.

Бардеева М. А., Исаева Л. Л., Андреева С. М. и др. Стратиграфия, геохронология и палеогеография позднего плейстоцена и голоцена севера Средне-Сибирского плоскогорья // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 198—207.

Белорусова Ж. М., Ловелиус Н. В., Украинцева В. В. Региональные особенности изменения природы Таймыра в голоцене // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 5. С. 610—618.

Болиховская Н. С., Болиховский В. Ф., Климанов В. А. Климатические и криогенные факторы развития торфяников европейского северо-востока СССР в голоцене // Палеоклиматы голоцена европейской территории СССР. М., 1988. С. 36—44.

Васильчук Ю. К., Петрова Е. А., Серова А. К. Некоторые черты палеогеографии голоцена Ямала // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1983. № 52. С. 73—89.

Вейнбергс И. Г., Вощилко М. Е., Стелле В. Я. и др. Спорово-пыльцевые комплексы позднечетвертичных отложений и изменение климата и растительности района Чаунской губы // Палинология в континентальных и морских исследованиях. Рига, 1976. С. 119—132.

Величко А. А. МакДональд Г. М., Кременецкий К. В. и др. Новые данные об изменении северной границы леса в голоцене // Докл. РАН. 1996.

Воскресенский К. С., Плахт И. Р. Возраст атласных котловин прибрежных равнин севера и геоморфологический метод его определения // Проблемы криолитологии. М., 1982. Вып. 10. С. 150—157.

Данилов И. Д., Полякова Е. И. К методике восстановления палеоклиматических условий по палинологическим данным // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1978. № 2. С. 101—107.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М., 1947. 138 с. (Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. биол. Вып. 2 (10)).

Зубков А. И. Новые данные о распространении древесной растительности на Таймырском полуострове в послеледниковое время // ДАН СССР. 1948. Т. 61. Вып. 4. С. 721—723.

Каплина Т. Н., Ложкин А. В. История развития растительности Приморских низменностей Якутии в голоцене // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М., 1982. С. 207—220.

Кац Н. Я., Кац С. В. История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледникового ландшафта // Тр. Ии-та географии АН СССР. 1946. Вып. 37. С. 331—348.

Кинд Н. В. Геохронология позднего антропогена по изотопным данным М., 1974. 225 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 257).

Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые северо-востока Сибири. М., 1981. 116 с.

Кожевников Ю. П. География растительности Чукотки. Л., 1989. 176 с.

Кожевников Ю. П., Украинцева В. В. Некоторые особенности растительного покрова Евразии в древнем голоцене // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 1—9.

Кожевников Ю. П., Арсланов Х. А., Боч М. С. и др. Об информативности палеоботанических материалов с Восточного Таймыра // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 40—52.

Коржуев С. С., Федорова Р. В. О возрасте долины прорыва Нижней Лены // Проблемы геоморфологии и неотектоники платформенных областей Сибири. Новосибирск, 1970. Т. 3. С. 250—263.

Костюкевич В. В., Иванов И. Е., Нестеренко С. А. Радиоуглеродные данные лаборатории геохимии Института мерзлотоведения СО АН СССР // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1978. № 48. С. 213—220.

Кременецкий К. В. История ареалов хвойных пород Сибири в голоцене // Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет. М., 1994. С. 160—210.

Кривоногов С. К. Стратиграфия и палеогеография Нижнего Прииртышья в эпоху последнего оледенения. Новосибирск, 1988. 231 с. (Тр. Ин-та геол. и геоф. Вып. 703).

Культина В. В., Ловелиус Н. В., Костюкович В. В. Палинологическое и геохронологическое исследование голоцеиовых отложений в бассейне реки Новой на Таймыре // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1310—1317.

Лаврушин Ю. А., Девирц А. Л., Гитерман Р. Е., Маркова Н. Г. Первые данные об абсолютной хронологии основных событий голоцена северо-востока СССР // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1963. № 28. С. 112—126.

Левковская Г. М. История голоценового облесения Арктики в свете радиоуглеродных дат // Итоги биостратиграфических, биологических и физических исследований плиоцена и плейстоцена Волго-Уральской области. Уфа, 1977. С. 15—35.

Макеев В. М., Арсланов Х. А., Барановская О. Ф. и др. Стратиграфия, геохронология и палеогеография позднего плейстоцена и голоцена острова Котельный // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1989. № 58. С. 58—69.

Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. СПб., 1860—1869. 1068 с.

Мирошников Л. Д. Остатки древней лесной растительности на Таймырском полуострове // Природа. 1958. № 2. С. 106—107.

Мочанов Ю. А. Древнейшие этапы заселения человеком Северо-Восточной Азии. Новосибирск, 1977. 264 с.

Науменко З. М. Picea obovata Ldb. на крайнем северо-восточном пределе своего ареала // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 7. С. 1008—1013.

Никольская М. В. Палеоботанические и палеоклиматические реконструкции голоцена Таймыра // Антропоген Таймыра. М., 1982. С. 148—157.

Никольская М. В., Кинд Н. В., Сулержицкий Л. Д., Черкасова М. Н. Геохронология и палеофитологические характеристики голоцена Таймыра // Геохронология четвертичного периода. М., 1980. С. 176—183.

Полозова Т. Г. О самых северных местонахождениях лиственницы (*Larix dahurica* Turcz.) и кустарниковой ольхи (*Alnaster fruticosa* Ldb.) в низовьях Лены // Материалы по растительности Якутии. Л., 1961. С. 291—294.

Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 177 с.

Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен—голоцен: элементы прогноза. Вып. 1. Региональная палеогеография. М., 1993. 102 с.

Ребристая О. В. Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

Станищева О. Н. Природная обстановка района гибели юрибейского мамонта на основании палеокарпологических данных // Юрибейский мамонт. М., 1982. С. 30—35.

Сурова Т. Г., Троицкий Л. С., Пуннинг Я.-М. Палеогеография и абсолютная хронология голоцена Полярного Урала // Изв. АН ЭССР. Сер. хим., геол. 1975. Т. 24. № 2. С. 152—159.

Тараканов Л. В., Бирюков В. Ю., Новиков В. Н. и др. Строение, условия и время формирования рыхлых отложений района Ванькиной губы моря Лаптевых // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1976. № 46. С. 47—60.

Тихомиров Б. А. О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.—Л., 1941. Вып. 1. С. 315—374.

Тихомиров Б. А. Кедровый стланик, его биология и использование. М., 1949. 106 с. (Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Нов. сер. Отд. биол. Вып. 6 (14)).

Толмачев А. И. О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой // Тр. Полярной комис. АН СССР. 1931. Вып. 5. С. 1—29.

Толмачев А. И., Токаревских С. А. Исследование района «лесного острова» у р. Море-Ю в Большеземельской тундре // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 4. С. 560—566.

Толь Э. В. Ископаемые ледники Ново-Сибирских островов, их отношение к трупам мамонтов и ледниковому периоду // Зап. Имп. русск. геогр. о-ва по общей географии. СПб., 1897. Т. 32. № 1. С. 1—137.

Украинцева В. В. Природная среда и условия гибели мамонта в верхнем течении р. Юрибей (Гыданский полуостров) // Юрибейский мамонт. М., 1982. С. 19—29.

Украинцева В. В. История биогеоценозов Таймыра за последние 55 тысяч лет // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1308—1316.

Фирсов Л. В., Троицкий С. Л., Левина Т. П. и др. Абсолютный возраст и первая для севера Сибири стандартная пыльцевая диаграмма голоценового торфяника // Бюл. Комис. по изуч. четвертичного периода. 1974. № 41. С. 121—127.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М., 1977. 200 с.

Чичагова О. А., Черкинский А. Е. Радиоуглеродные исследования в географии. М., 1988. 79 с.

Шиятов С. Г., Ерохин Н. Г. Радиоуглеродные датировки полуископаемой древесины на Ямале и возможности ее использования для построения сверхдлительного дендрохронологического ряда // Возможности методов датирования сверхмалых количеств изотопов. Л., 1990. С. 155—162.

Институт географии РАН
Москва
Калифорнийский университет
США, Лос-Анджелес
Производственное геологическое
объединение «Аэрогеология»
Москва

Получено 23 II 1995

SUMMARY

Results of radiocarbon dating of macrofossils of *Picea obovata*, *Larix* sp., *Betula* sp., *Pinus pumila*, shrub *Alnus*, *Ribes* sp., *Rubus idaeus*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris* are discussed. The history of northern limit shift of these species in the present day tundra in Holocene is reconstructed. Chronological framework of tree and shrub expansion to the north in Holocene is established.

УДК 582.972

© Н. Н. Имханицкая

АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ТАКСОНОВ *RUBIACEAE*, СОБРАННЫХ А. ШАМИССО И И. Ф. ЭШШОЛЬЦЕМ В КРУГОСВЕТНОЙ ЭКСПЕДИЦИИ (1815—1818 ГГ.) НА БРИГЕ «РЮРИК» ПОД КОМАНДОВАНИЕМ КАПИТАНА О. Е. КОЦЕБУ И ХРАНЯЩИХСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE). 3. ПОДСЕМЕЙСТВО *RUBIOIDEAE*. (ОКОНЧАНИЕ)

N. N. IMKHANITSKAYA. ANNOTATED LIST OF THE *RUBIACEAE* TAXA COLLECTED BY A. CHAMISSO AND J. F. ESCHSCHOLTZ IN THE VOYAGE OF EXPLORATION ROUND THE WORLD IN THE YEARS 1815—1818 ON THE BRIG «RURICK» UNDER THE COMMAND OF CAPTAIN O. E. KOTSEBUE, KEPT IN KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE HERBARIUM (LE). 3. SUBFAMILY *RUBIOIDEAE*. (CONCLUDED)

Изложены результаты критической ревизии гербарных материалов *Rubiaceae* в LE (включая так называемый Академический гербарий) (54 листа), собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем (а также Л. Хорисом) во время кругосветного плавания (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу. Приведен аннотированный список из 15 видов и разновидностей, относящихся к родам *Hedyotis*, *Mitracarpus*, *Morinda*, *Oldenlandia*, *Plocama*, *Rubia* и *Spermacoce* подсем. *Rubioideae* с указанием синонимов, изученных гербарных экземпляров и сведений о местонахождениях и датах сбора растений. Таксоны, описанные А. Шамиссо и Д. Шлехтендалем (*Kadua acuminata*, *K. cookiana*, *K. cordata*, *K. menziesiana*, *K. romanzoffiensis*, *Mitracarpum torresianum*), а также О. П. де Кандоллем (*Morinda citrifolia* var. γ. *latifolia* и *Oldenlandia paniculata* var. β ? *arenarioides*), лектотипифицированы. Выделен и каталогизирован типовой материал (1 голотип, 6 лектотипов, 3 изолектотипа, 6 синтипов, 9 изосинтипов).

В настоящей статье продолжена публикация ценнейших ботанических материалов, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем (а также Л. Хорисом) — участниками русской кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) (Имханицкая, 1996а). Здесь приведены результаты критической ревизии таксонов остальных 7 родов подсем. *Rubioideae* (начало см.: Имханицкая, 1996в), которое представлено в БИН 108 гербарными листами с растениями, относящимися к 34 видам, подвидам и разновидностям из 14 родов, включая 51 типовой экземпляр.

Перечень местонахождений и предполагаемых дат сбора видов *Rubiaceae* Шамиссо, Эшшольцем и Хорисом, хранящихся в Санкт-Петербурге (LE), дан в первой части аннотированного списка *Rubiaceae* (Имханицкая, 1996б) .

Далее приведен список таксонов, принадлежащих родам *Hedyotis*, *Mitracarpus*, *Morinda*, *Oldenlandia*, *Plocama*, *Rubia* и *Spermacoce* (подсем. *Rubioideae*), собранных во время кругосветного путешествия (1815—1818 гг.) и представленных в Гербарии БИН 54 гербарными листами. Деление подсем. *Rubioideae* на трибы и их объем приняты по работе E. Robbrecht (1988). Роды и виды в пределах родов расположены в списке в алфавитном порядке. Для каждого рода указана триба. Для видов приведены основные синонимы и библиография с обязательной ссылкой на оригинальную публикацию A. Chamisso и D. Schlechtendal в журнале «Linnaea» и цитацией имеющихся в ней сведений о местонахождении и дате сбора, исследованные экземпляры, а также необходимые примечания. Таксоны, описанные Шамиссо и Шлехтендалем (а также A. P. de Candolle) по материалам кругосветной экспедиции, в связи с их типификацией даны под первоначальными научными названиями. Для каждого из них приведены номенклатурная цитата, подлинный текст гербарной этикетки в LE, категория типа, цитата из протолога, имеющиеся сведения о местонахождении типовой коллекции в других гербариях, а также современное название вида и необходимые комментарии по поводу типификации, номенклатуры или таксономии, мест и дат сбора растений и т. д. Дополнения, необходимые для понимания текста этикеток, а также цитаты из оригинальных публикаций, касающиеся местонахождений видов, заключены в квадратные скобки. Сокращения авторов даны по сводке «Authors of plant names» (1992).

Fam. *Rubiaceae* Juss.
Subfam. IV. *Rubioideae*

8. *Hedyotis* L. (= *Gerontogea* Cham. et Schltdl., p. min. p.; = *Kadua* Cham. et Schltdl.)
(trib. *Hedyotideae* Cham. et Schltdl.)

1. *H. angustifolia* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 153, non Miq. 1857; DC. 1830, Prodr. 4 : 419. — *H. pinifolia* Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. 3 : 526; Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 60. — *Oldenlandia angustifolia* (Cham. et Schltdl.) Benth. 1861, Fl. Hongk. : 151. — *Hedyotis pinifolia* Wall. Numer. list: 25, N 850 (1829), nom. nud.

Holotypus: «Luçonia, Manilla, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Hedyotis angustifolia* N.)» (LE!).

Протолог: «*Hedyotis angustifolia* N. Ex insula Luçonia unicum retulimus specimen fructiferum».

Этот вид был собран Шамиссо на о-ве Лусон (Филиппинские о-ва) во время стоянки брига «Рюрик» в порту Кавите г. Манила с 17 декабря 1817 г. по 29 января 1818 г.

A. P. de Candolle (1830) и G. Bentham (1861) признавали видовую самостоятельность *H. angustifolia* (последний отнес этот вид к роду *Oldenlandia* L.). Однако многие другие ботаники, в том числе J. Hooker (1880 : 60) и E. Merrill (1923 : 500), считали *Hedyotis angustifolia* синонимом *H. tenelliflora* Blume (1826—1827, Bijdr. fl. Ned. Ind. 16 : 971, о-ва Нуса-Камбанга, Ява). Типовой образец *H. angustifolia*, как выявлено при изучении гербарных материалов в LE, отличается от *H. tenelliflora* по габитусу, щетинистоволосистому опушению лопастей чашечки и коробочки (у *H. tenelliflora* они голые), опушению прилистников, по форме и величине семян, а также по некоторым другим признакам. Между тем *H. angustifolia* имеет поразительное сходство с *H. pinifolia* Wall. ex G. Don (Ассам, Бирма, Андаманские о-ва, п-ов Малакка, Сингапур, Ява, Калимантан; Hooker, 1880 : 60), на что уже обращали внимание R. Wight и G. Arnott (1834, Prodr. fl. Ind. Or. 1 : 412), указав, что *H. pinifolia*, по-видимому, не отличается от *H. angustifolia*. E. Steudel (1840 : 728), ссылаясь на Wight и Arnott, рассматривал *H. angustifolia* как синоним *H. pinifolia*. Однако *H. angustifolia* Cham. et Schltdl. 1829 является приоритетным названием для данного вида, поскольку название *H. pinifolia*, опубликованное N. Wallich в 1829 г. (Wall. Numer. list N 850) без описания (nom. nud.), было действительно обнародовано G. Don приведением описания лишь в 1834 г.

2. *H. racemosa* Lam. 1789, Encycl. méth. Bot. 3 : 80. — *Oldenlandia paniculata* L. 1763, Sp. Pl. ed. 2, 2 : 1667; DC. 1830, Prodr. 4 : 427. — *Gerontogea racemosa* (Lam.) Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 154.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Luçonia, Manilla, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Gerontogea* (*Oldenlandia*) *racemosa*); in Manilla, ded[it] [18]22, Eschsch[oltz] (sub nom. *Oldenlandia*); Ex Ins[ula] Luzon, M[anilla], Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.). [«E Luçonia, nec non ex insulis coralligenis Radack retulimus. In umbrosis crescebat insulae Otdia»].

Oldenlandia paniculata L. var. β ? *arenarioides* DC. 1830, Prodr. 4 : 427; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 175. — *Gerontogea racemosa* (Lam.) Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 154, p. p., quoad pl. e Radak. = *Hedyotis racemosa* Lam.

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Radak, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] [sub nom. *Gerontogea* (*Oldenlandia*) *racemosa*]» (LE!; holotypus — LE (Fosberg, 1991 : 261)).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): G-DC, «Radak, Ad. v. Chamisso (sub nom. *Hedyotis*, *Gerontogea racemosa*). M^r de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 427. N 24. card N 696 !; isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): K (Bentham, 1861 : 152).

Syntypi: «Radack, d[edit] [18]21, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *Oldenlandia*)» (LE!); «Radack, Choris [sub nom. *Oldenlandia paniculata* L. β ? *arenarioides* (*Gerontogea racemosa*) Ch[am]. et Schlecht.]» (LE!).

Isosyntypi: «Radak, Eschscholtz (sine nom.)» (LE!); «Radack, [dedit] [18]20, E[schscholtz] (sub nom. *Hedyotis*? *Oldenlandia*)» (LE!); «Insula Radack, ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sine nom.)» (LE!); «Radack, Choris. Herb. Fischer (sine nom.)» (LE!).

Протолог: «In ins. coralligenis Radak. *Gerontogea racemosa* Cham. et Schlecht. ! in Linnaeâ. 1829. p. 155... (v. s.)».

Растения с о-ва Отдиа (островная цепь Радак [Ратак], Маршалловы о-ва), отнесенные Candolle (1830 : 427) к особой разновидности *Oldenlandia paniculata* L. var. β ? *arenarioides* DC., неотличимы от *Hedyotis racemosa* Lam. (= *Oldenlandia paniculata* L.), собранного Шамиссо и Эшшольцем на о-ве Лусон (Филиппинские о-ва).

3. *Kadua acuminata* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 163; DC. 1830, Prodr. 4 : 431; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176; Hillebr. 1888, Fl. Haw. Isl. : 159. = *Hedyotis acuminata* (Cham. et Schltdl.) Steud. f. *acuminata* : Fosberg, 1943 : 81 (= *H. acuminata* (Cham. et Schltdl.) Steud. 1840 : 726).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «O-Wahu, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Kadua acuminata* N.)» (LE!).

Syntypus: «Vahu, Eschscholtz (sine nom.); *Hedyotis acuminata* var., fide F. R. Fosberg, 1973 in sched.» (LE!).

Протолог: «*Kadua acuminata* N. Legimus in nemoribus Insulae O-Wahu».

Этот вид, возможно, был собран Шамиссо и Эшшольцем в горах о-ва Оаху (Гавайские о-ва) 12 октября 1817 г. во время их единственной совместной ботанической экскурсии на этом острове в 1817 г. (Шамиссо, 1986).

K. acuminata — лектотип полинезийского рода *Kadua* Cham. et Schltdl. (1829, Linnaea, 4, 2 : 157) (Schumann, 1891 : 24; Fosberg, 1943 : 69; Bullock, 1960 : 227), отнесенного авторами к трибе *Hedyotideae* Cham. et Schltdl. Этот род был назван ими в честь Каду — уроженца островной группы Улие [Волеаи; Woleai] (Каролинские о-ва), волею судеб занесенного на о-в Аур (островная цепь Радак), большого друга Шамиссо, завоевавшего также любовь всего экипажа «Рюрика», верным спутником которого он был в течение нескольких месяцев плавания в 1817 г. на о-в Уналашка и Гавайские о-ва до возвращения на Радак. Он сообщил путешественникам немало ценных этнолого-географических сведений и стал наставником Шамиссо во всем, что касалось Радака и Каролинских о-вов (Chamisso, 1821; Шамиссо, 1986).

В коллекции Шамиссо в LE хранятся типы всех 5 видов этого рода (см. далее), описанных Шамиссо и Шлехтендалем по сборам Шамиссо на Гавайских о-вах (Оаху, Гавайи) в 1817 г. (4 вида) и на о-ве Румянцева [Тикеи] 21 апреля 1816 г. (1 вид). Steudel (1840) перевел все виды *Kadua* в род *Hedyotis* L. Следуя E. Steudel, F. Fosberg (1943) включил *Kadua* в род *Hedyotis* наряду с *Oldenlandia* L. и *Gerontogea* Cham. et Schltdl. Он отнес все виды *Kadua*, описанные Шамиссо и Шлехтендалем, к 3 подродам рода *Hedyotis* s. l.: *Kadua* (Cham. et Schltdl.) Fosberg (*K. acuminata*), *Polynesioitis*

Fosberg (*K. cookiana*, *K. cordata*, *K. menziesiana*) и *Oceanica* (W. R. B. Oliv.) Fosberg (*K. romanzoffiensis*).

4. *K. cookiana* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 158; DC. 1830, Prodr. 4 : 431; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176; Hillebr. 1888, Fl. Haw. Isl.: 166. = *Hedyotis cookiana* (Cham. et Schltdl.) Steud. var. *cookiana*: Fosberg, 1943 : 45 (= *H. cookiana* (Cham. et Schltdl.) Steudel, 1840 : 727).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «O-Waihi, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Kadua cookiana* N.)» (LE!).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): G-DC, «O-Waihi, Ad. v. Chamisso (sub nom. *Hedyotis, Kadua cookiana* N.). M$^{\underline{r}}$ de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 431. N 1. card N 696 ! [typus — B (Fosberg, 1943 : 46), destroyed].

Syntypus: «O-Waihi, [dedit] [18]20, Eschscholtz (sub nom. «*Rubiacea*»); *Hedyotis cookiana* C[ham.] et S[chltdl.], fide F. R. Fosberg, 1975 in sched.» (LE!).

Isosyntypi: «O-Waihi, d[edit] [18]20, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.)» (LE!); «in insula Wahu [Waihi!], ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sub nom. «*Rubiacea*»); *Hedyotis cookiana* C[ham.] et S[chltdl], fide F. R. Fosberg, 1975 in sched.» (LE!).

Протолог: «*Kadua cookiana* N. In apricis aridis circa Karakakoa insulae O-Waihi, ubi navarchus in proelio cecidit. In insula O-Wahu nobis non obviam venit».

K. cookiana — единственный вид сем. *Rubiaceae*, собранный Шамиссо и Эшшольцем на берегу бухты Карекакуа [Кеалакеакуа] (Шамиссо, 1986 : 122) 28 сентября 1817 г. во время однодневной стоянки брига «Рюрик» на о-ве Оваи [Гавайи]. Это печально известное место знаменито тем, что здесь в 1779 г. в схватке с островитянами был убит известный английский мореплаватель Дж. Кук, открывший в 1778 г. Сандвичевы [Гавайские] о-ва, именем которого и назвали свой вид Шамиссо и Шлехтендаль.

5. *K. cordata* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 160; DC. 1830, Prodr. 4 : 431; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 175; Hillebr. 1888, Fl. Haw. Isl.: 161. = *Hedyotis schlechtendaliana* Steud. subsp. *schlechtendaliana* var. *schlechtendaliana* (= *H. schlechtendahliana* Steud. subsp. *cordata* (Cham. et Schltdl.) Fosberg var. *cordata* (Cham. et Schltdl.) Fosberg, 1943 : 32).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «O-Wahu, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Kadua cordata* N.)» (LE!).

Протолог: «*Kadua cordata* N. Ex insula O-Wahu».

Этот вид, возможно, был собран Шамиссо во время его экскурсии в западную горную часть о-ва Оаху с 7 по 10 октября 1817 г. (Шамиссо, 1986).

Steudel (1840) перевел *K. cordata* Cham. et Schltdl. в род *Hedyotis*, дав ему новое название — *H. schlechtendahliana* (p. 728; *H. schlechtendaliana*, p. 843) (non *Hedyotis cordata* Steud. 1840, nec Zucc. 1846). Следует принять последнее из приведенных выше написаний видового эпитета как более правильное, поскольку он дан в честь D. Schlechtendal — одного из авторов вида *K. cordata*. Fosberg (1943 : 32) в обзоре полинезийских видов *Hedyotis* отнес *K. cordata* к *H. schlechtendahliana* Steud. subsp. *cordata* (Cham. et Schltdl.) var. *cordata* (Cham. et Schltdl.) Fosberg. Однако это растение, согласно концепции Fosberg (1943), следует называть *H. schlechtendaliana* Steud. subsp. *schlechtendaliana* var. *schlechtendaliana*, поскольку названия подвида и разновидности включают в себя тип правильного названия вида.

6. *K. menziesiana* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 160; DC. 1830, Prodr. 4 : 431; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176; Hillebr. 1888, Fl. Haw. Isl.: 164. = *Hedyotis coriacea* Smith f. *coriacea*: Fosberg, 1943 : 24 (= *H. menziesiana* (Cham. et Schltdl.) Steud. 1840 : 728, nom. superfl.).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «O-Wahu, [18]17, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Kadua menziesiana* N.)» (LE!; typus — B (Fosberg, 1943 : 24), destroyed).

Протолог: «*Kadua menziesiana* N. ... Ex insula O-Wahu».

Этот вид, возможно, был собран Шамиссо во время его экскурсии в западную горную часть о-ва Оаху с 7 по 10 октября 1817 г. (Шамиссо, 1986).

Растение *K. menziesiana* с плодами в гербарной коллекции Шамиссо в LE поразительно точно соответствует протологу этого вида, включая присутствие на гербарном листе (в пакетике) единственного мелкого бурого угловатого семени, о котором говорится в первоописании (Chamisso, Schlechtendal, 1829 : 162) [«unicum vidimus integrum semen, minutum angulatum, tenuissime granulatum, fuscum»].

7. *K. romanzoffiensis* Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 162; DC. 1830, Prodr. 4 : 431; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176. = *Hedyotis romanzoffiensis* (Cham. et Schltdl.) Fosberg, 1937, Occas. Papers Bishop Mus. 13, 19 : 248; id. 1943, Bull. Bishop Mus. 174 : 67; Balgooy, 1975, Pacific Pl. Areas, 3 : 264, map 180; S. P. Darwin, 1979, Allertonia, 2, 1 : 29 [= *H. romanzoffiana* Steud. 1840, Nomencl. Bot. ed. 2, 1 : 843, nom. superfl. = *Gouldia romanzoffiensis* (Cham. et Schltdl.) A. Gray, 1859, Proc. Amer. Acad. Sci. 4 : 310].

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Ins[ula] Romanzoffii, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Kadua Romanzoffiensis* N.)» (LE!).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): G-DC, «Ins. Romanzoffii, Ad. v. Chamisso (sub nom. *Hedyotis*, *Kadua Romanzoffiensis* N.). M^{r} de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 431. N 4. card N 696 ! [typus — B (Fosberg, 1943 : 68), destroyed].

Протолог: «*Kadua Romanzoffiensis* N. Ex insula coralligena Romanzoffii retulimus floriferam fructiferamque, nec in insulis Radak vel O-Waihi offendimus».

Этот вид был собран Шамиссо на коралловом о-ве Румянцева [Тикеи] (архипелаг Туамоту, Полинезия) 21 апреля 1816 г. (Chamisso, 1826).

Kaduae affinis: Cham. et Schltdl. (1829 : 164) (см. род *Gouldia* A. Gray (*Cinchonoideae*): Имханицкая, 1996б).

9. *Mitracarpus* Zucc.
(trib. *Spermacoceae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *Mitracarpum torresianum* Cham. et Schltdl. 1828, Linnaea, 3, 4 : 360, tab. 3, fig. 2; DC. 1830, Prodr. 4 : 572; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176. = *Mitracarpus hirtus* (L.) DC., fide Schumann, 1888 : 84; Fosberg et al., 1993 : 89.

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): «Ex Insula Guajan, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Mitracarpum torresianum* N.)» (LE!).

Isolectotypus (Imkhanitskaya, h. l.):G-DC, «Insula Guajan, Ad. v. Chamisso (sub nom. *Crusea torresiana* N.). M^{r} de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 572. N 10. card N 725 !

Syntypus: «Guajan, Eschscholtz (sine nom.)» (LE!).

Isosyntypi: «in Guahm, ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sine nom.)» (LE!); «Guahan, Esch[scholtz]. Herb. Fischer (sine nom.); *Mitracarpus hirtus* (L.) DC., fide K. Schumann in sched.» (LE!); «Ex Ins[ula] Guahm, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.)» (LE!).

Протолог: «*Mitracarpum torresianum* N. ... Legimus in insula Guajan ex insulis Marianis».

Mitracarpus hirtus — обычное сорное однолетнее растение родом из тропической Америки. Оно было собрано Шамиссо и Эшшольцем на о-ве Гуам (Марианские о-ва) во время краткой стоянки брига «Рюрик» в гавани Кальдера-де-Апра [Порт Апра] с 24 по 29 ноября 1817 г. (а не в 1818 г., как ошибочно указано Fosberg с соавт. (1993 : 89)), очевидно, во время их единственной на этом острове ботанической экскурсии 27 ноября 1817 г. (Chamisso, 1821). В Микронезии *M. hirtus* известен не только с о-ва Гуам, но и с о-вов Палау (Babeldaob) (Каролинские о-ва). Шамиссо считал это растение на о-ве Гуам дикорастущим и описал его (совместно со Шлехтендалем) как новый вид *Mitracarpum torresianum*.

10. *Morinda* L.

(trib. *Morindeae* Miq.)

1. *M. citrifolia* L. var. *bracteata* (Roxb.) Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 156; Fosberg et al. 1993, Smithson. Contr. Bot. 81 : 94. — *M. bracteata* Roxb. 1814, Hort. Beng.: 15, nom.; id. 1824, Fl. Ind., ed. Carey, 2 : 198; Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 149; DC. 1830, Prodr. 4 : 447; Merr. 1912, Fl. Manila: 453; id. 1923, Enum. Philipp. fl. pl. 3 : 572.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Luçonia, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *M. bracteata* Roxb.); Manilla, Eschscholtz (sub nom. *Morinda*). [«E Luçonia retulimus specimina»].

2. *M. citrifolia* L. var. *citrifolia*: Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 156; Fosberg et al. 1993, Smithson. Contr. Bot. 81 : 90, 91, 94. — *M. citrifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 176; Cham. 1821, Bemerk. u. Ansichten: 108; Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 149; Endl. 1836, Ann. Wien. Mus. Naturgesch. 1 : 176; S. P. Darwin, 1979, Allertonia, 2, 1 : 33.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Wahu, d[edit] [18]20, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.); in insula Wahu, ded[it] [18]22, Dr. Eschscholtz (sub nom. *M. citrifolia* L.); Sandwitsch, Eschscholtz (sine nom.); Radak, Eschscholtz (sub nom. *M. citrifolia* L.); Radak, Dec. 1816 [1817!], Eschscholtz (sub nom. *M. citrifolia*; «Nin Radakense»); Radack. d[edit] [18]20, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *M. citrifol*[*ia*]; in insula Radack, ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sub nom. *M. citrifolia*). [*Morinda citrifolia* L. et auct. ... «E Radack atque ex O-Wahu specimina retulimus»].

M. citrifolia L. var. γ. *latifolia* DC. 1830, Prodr. 4 : 446. = *M. citrifolia* L. var. *citrifolia*.

Isolectotypi (Imkhanitskaya, h. l.): «O-Wahu, [18]16, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Morinda citrifolia*)» (2 листа) (LE!).

Lectotypus (Imkhanitskaya, h. l.): G-DC, «O-Wahu (sub nom. *Morinda citrifolia*). Mr de Chamisso, 1829», IDC micro-ed. DC. Prodr. Herb. v. 4. p. 446. N 1. card N 699!

Syntypus: «E Flor. Radaccensi, 1817, leg[it] Chamiss[o], com. 1824. Herb. Mertens, N 62 (sub nom. *Morinda citrifolia*)» (LE!).

Протолог: «ad O-Wahu et Radak legit cl. de Chamisso».

Candolle (1830) отнес образцы *M. citrifolia*, собранные Шамиссо на островах Радак (Маршалловы о-ва) и Оаху (Гавайские о-ва), к особой разновидности — *M. citrifolia* L. var. γ. *latifolia* DC., которая неотличима от типовой разновидности этого вида.

11. *Oldenlandia* L. (= *Gerontogea* Cham. et Schltdl., p. max. p.)

(trib. *Hedyotideae* Cham. et Schltdl.)

1. *O. corymbosa* L. 1753, Sp. Pl.: 119; Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 156; Hook. f. 1880, Fl. Brit. Ind. 3, 7 : 64; DC. 1830, Prodr. 4 : 426; Merr. 1912, Fl. Manila: 447; id. 1923, Enum. Philipp. fl. pl. 3 : 493. — *Hedyotis corymbosa* (L.) Lam. 1792, Tabl. Encycl. 1, 2 : 272; Fosberg et al. 1993, Smithson. Contr. Bot. 81 : 67—68 (ut var. *corymbosa*). — *Gerontogea corymbosa* (L.) Cham. et Schltdl. 1829, l. c. 4, 2 : 154. — *G. biflora* (L.) Cham. et Schltdl. 1829, l. c. 4, 2 : 155, p. p., excl. typo, quoad pl. e Luçonia. — *Oldenlandia biflora* auct. non L.: Lam. 1798, Encycl. méth. Bot. 4, 2 : 533.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Luçonia, Manilla, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] [sub nom. *Gerontogea* (*Oldenlanlia*) *biflora*]; Ex Ins[ula] Luzon, M[anilla], Eschscholtz. Herb. Ledebour (sine nom.); sine loco [Manilla], 1818, L. Ch[oris] (sub nom. *Hedyotis* ad *H. bifloram*, diffusa). [*Gerontogea biflora*. *Oldenlandia biflora* L. (excl. syn. Burm.). «In Luçonia legimus ipsi»].

Вид *Oldenlandia corymbosa*, описанный К. Линнеем из Южной Америки, является лектотипом широко распространенного рода *Oldenlandia* L. (1753, Sp. Pl.: 119; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 55), большинство видов которого произрастает в Старом Свете, особенно в Африке. Одни ботаники (в том числе Robbrecht, 1988; Terrell, 1990, 1991) признают родовую самостоятельность 3 близких родов трибы *Hedyotideae* — *Oldenlandia*, *Houstonia* L. (из Северной Америки) и *Hedyotis* L. (главным образом из Азии), другие (см., например: Fosberg, 1943, 1991; Darwin, 1979; Rogers, 1987) принимают из них лишь род *Hedyotis*, включая в него 2 других рода в ранге подродов — *Hedyotis* subgen. *Oldenlandia* (L.) Fosberg и *Hedyotis* subgen. *Houstonia* (L.) A. Gray.

Название *Gerontogea* Cham. et Schltdl. (1829, Linnaea, 4, 2 : 154) было обнародовано авторами как прямая замена вместо *Oldenlandia* L. Род *Gerontogea* включает в себя также некоторые виды *Hedyotis* (*H. herbacea* L., *H. lactea* Willd. и др.). При обнародовании *Gerontogea* Шамиссо и Шлехтендаль привели 2 вида, собранных Шамиссо (а также Эшшольцем и Хорисом) во время кругосветного плавания, — *G. racemosa* Cham. et Schltdl. (= *Hedyotis racemosa* Lam., см. выше) (острова Лусон и Отдиа) и *G. biflora* (L.) Cham. et Schltdl. (= *Oldenlandia corymbosa* L.; = *O. biflora* Lam., non L.!) (о-в Лусон), не указав тип рода. Позднее они (Schlechtendal, Chamisso, 1830 : 169) описали по сборам Ch. J. W. Schiede и F. Deppe из Мексики виды *G. microtheca* и *G. deppeana*; последний вид рассматривается (Terrell, 1991 : 236) как синоним первого. Правильное название этого вида — *Oldenlandia microtheca* (Schltdl. et Cham.) DC. 1830 : 428, non (Schltdl. et Cham.) Schltdl. et Cham. 1831 : 414.

Род *Gerontogea* не принят ботаниками. Его либо относят к *Oldenlandia* (Candolle, 1830; Hooker, 1880; Schumann, 1889; Merrill, 1912, 1923, и др.), либо включают наряду с *Oldenlandia* и *Kadua* Cham. et Schltdl. в род *Hedyotis* s. l. (Steudel, 1840; Fosberg, 1943, 1991; Darwin, 1979, и др.). Fosberg (1943, 1991) отнес *Gerontogea* к подроду *Oldenlandia* рода *Hedyotis*.

Изученный нами в гербарии LE образец, собранный Шамиссо и определенный им как *Gerontogea* (*Oldenlandia*) *biflora*, неотличим от *Oldenlandia corymbosa*. Это указывает на то, что комбинация *Gerontogea biflora* была основана Шамиссо и Шлехтендалем на *Oldenlandia biflora* Lam. (синоним *O. corymbosa* L.), а не на *O. biflora* L. (1753, Sp. Pl.: 119), как указали авторы комбинации *Gerontogea biflora* и как ошибочно принял Fosberg (1943 : 19; 1991 : 216; Fosberg et al., 1993 : 65), которому не был известен хранящийся в БИН оригинальный материал *G. biflora*, собранный Шамиссо, Эшшольцем и Хорисом на о-ве Лусон.

2. *O. salzmannii* (DC.) Benth. et Hook. f. ex B. D. Jacks. 1894, Ind. Kew. 2, 3 : 336; Hook. f. 1873, in Benth. et Hook. f. Gen. Pl. 2, 1 : 58, nom. invalid.; Terrell, 1991, Phytologia, 71, 3 : 236. — *Anotis salzmannii* DC. 1830, Prodr. 4 : 433 («*salzmanni*»). — *Hedyotis salzmannii* (DC.) Steud. 1840, Nomencl. Bot. ed. 2, 1 : 728. — *Oldenlandia thesiifolia* (A. St.-Hil.) K. Schum. 1889, in Mart. Fl. Bras. 6, 6 : 269, tab. 127, fig. 1.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Chile, [Ad. v. Chamisso]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Hedyotis campanuliflora* Hook.); E Chili, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *Rubiaceae Psychotria*?, *Nertera* sp.).

Этот вид не был приведен Шамиссо и Шлехтендалем как собранный во время кругосветного плавания. Гербарный экземпляр, найденный Шамиссо в Чили (Талькауано, 1816 г.), определен как *Hedyotis campanuliflora* Hook. Однако он не имеет ничего общего с бразильским *Coccocypselum campanuliflorum* (Hook.) Cham. et Schltdl. (1829, Linnaea, 4, 2 : 140; базионим *Hedyotis campanuliflora* Hook. = *Lipostoma capitatum* (Graham) D. Don, fide Schumann, 1889 : 276), образец которого из «Hb. Cham.» под названием *Coccocypselum campanuliflorum* N. хранится в LE («e Brasilia, H[ort.] B[erol.]»).

12. *Plocama* Aiton
(trib. *Paederieae* DC.)

1. *P. pendula* Aiton, 1789, Hort. Kew. ed. 1, 1 : 292; Cham. et Schltdl. 1829, Linnaea, 4, 2 : 196; DC. 1830, Prodr. 4 : 577.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Teneriffa, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *P. pendula* Aiton); Teneriffa, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *P. pendula*); in Teneriffa, ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sub nom. *P. pendula*). [«Legimus in rupestribus aridis Teneriffae orientalis»].

Это растение, как и *Rubia fruticosa* Aiton (см. далее), очевидно, было собрано Шамиссо и Эшшольцем во время их совместной ботанической экскурсии (29—31 октября 1815 г.) в восточную часть о-ва Тенерифе (Канарские о-ва) в сухих и скалистых долинах по пути к г. Оротава (Orotava) (Эшшольц, 1823; Шамиссо, 1986).

13. *Rubia* L.
(trib. *Rubieae*)

1. *R. fruticosa* Aiton, 1789, Hort. Kew. ed. 1, 1 : 147; Cham. et Schltdl. 1828, Linnaea, 3, 3 : 228; DC. 1830, Prodr. 4 : 589.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Teneriffa, [Ad. v. Chamisso?]. Hb. Cham[isso] (sub nom. *R. fruticosa*); in Teneriffa, ded[it] [18]22, Dr. Eschsch[oltz] (sine nom.); E Teneriffa, Eschscholtz. Herb. Ledebour (sub nom. *R. fruticosa*); In montibus ad St. Crucem Teneriffae. Corolla 5-fida, pallido virescens; stigmata 2-globosa. Octbr. 1815, Fr. Eschscholtz (sub nom. *R. fruticosa* Pers.). [«In Canariensium ins. Teneriffa legimus»].

Rubia relbun Cham. et Schltdl. = *Galium hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb. subsp. *hypocarpium* (Имханицкая, 1996в).

14. *Spermacoce* L.
(trib. *Spermacoceae* A. Rich. ex Dumort.)

1. *S. hispida* L. 1753, Sp. Pl.: 102; Cham. et Schltdl. 1828, Linnaea, 3, 4 : 355; DC. 1830, Prodr. 4 : 555; Merr. 1912, Fl. Manila: 455; Fosberg et al. 1993, Smithson. Contr. Bot. 81 : 120. — *Borreria stricta* auct. non (L. f.) G. Mey.: Cham. et Schltdl. 1828, l. c. 3, 4 : 322; Merr. 1923, Enum. Philipp. fl. pl. 3 : 575.

Исследованные экземпляры (specimina examinata). Luçonia, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *S. hispida* L.); Manilla, Cavite vel Tierra alta, Ad. v. Chamisso. Hb. Cham[isso] (sub nom. *Borreria stricta* G. Mey.); Manilla, Eschscholtz (sine nom.); Manilla, Eschsch[oltz]. Herb. Fischer (sine nom.); *Spermacoce hispida* L., fide K. Schumann in sched.; Ex Ins[ula] Luzon, M[anilla], Eschscholtz (sine nom.). [*Spermacoce hispida* L. «In sabulosis maritimis prope Cavite, portum insulae Luçoniae, ipsi collegimus». *Borreria stricta* Meyer. *Spermacoce stricta* L. «In insula Luçonia circa Cavite vel pagum Tierra alta ipsi legimus»].

Гербарные образцы некоторых видов *Rubiaceae*, собранных Шамиссо и Эшшольцем во время кругосветного плавания, были частично извлечены из фондов Гербария БИН И. М. Васильевой и А. Н. Сенниковым, которым автор выражает свою искреннюю признательность.

Исследование, результаты которого представлены в настоящей публикации, на последнем этапе было поддержано Международным научным фондом (Grant N NV6000 from ISF).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Имханицкая Н. Н. Коллекции А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольца в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, LE) // Бот. журн. 1996а. Т. 81. № 1. С. 3—11.

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» по командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 1. Подсемейства *Cinchonoideae*, *Ixoroideae* и *Antirheoideae* // Бот. журн. 1996б. Т. 81. № 2. С. 1—14.

Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 2.Подсемейство *Rubioideae* // Бот. журн. 1996в. Т. 81. № 3. С. 18—27.

Шамиссо А. Путешествие вокруг света. Пер. с нем. А. М. Моделя. Коммент. и послесл. Л. Р. Серебрянного. М., 1986. 280 с.

Эшшольц И. Ф. Общие замечания к путешествию // О. Е. Коцебу. Путешествие в Южный океан и в Берингов пролив для отыскания северо-восточного морского прохода, предпринятое в 1815, 1816, 1817 и 1818 годах ... на корабле «Рюрик». Пер. с нем. И. Шульгина. СПб., 1823. Т. 3. С. 373—380.

Authors of plant names: A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations / Ed. by R. K. Brummitt, C. E. Powell. Comp. by C. E. Powell, P. M. Kirk et al. Kew, 1992. 732 p.

Bentham G. Flora Hongkongensis. London, 1861. 482 p.

Bullock A. A. Nomenclatural notes. XIV. Lectotypes of some generic names // Kew Bull. 1960. Vol. 14. N 2. P. 225—227.

Candolle A. P. de. Rubiaceae // Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1830. Pars 4. P. 341—622, 672—673.

Chamisso A. Bemerkungen und Ansichten auf einer Entdeckungs-Reise, unternommen in den Jahren 1815—1818 ... von dem Naturforscher der Expedition // O. E. Kotzebue. Entdeckungs-Reise in die Süd-See und nach der Berings-Straβe zur Erforschung einer nordöstlichen Durchfahrt. Unternommen in den Jahren 1815, 1816, 1817 und 1818, auf Kosten Sr. Erlaucht des Herrn Reichs-Kanzlers Grafen Rumanzoff, auf dem Schiffe «Rurick». Weimar, 1821. Bd 3. S. 1—179, 238—240.

Chamisso A. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis rationem dicunt Ad. de Chamisso et D. de Schlechtendal. Praefatur // Linnaea. 1826. Bd 1. H. 1. S. 1—11.

Chamisso A., Schlechtendal D. F. L. De plantis in expeditione speculatoria Romanzoffiana observatis. *Rubiaceae* // Linnaea. 1829. Bd 4. H. 2. S. 129—202.

Darwin S. P. A synopsis of the indigenous genera of Pacific *Rubiaceae* // Allertonia. 1979. Vol. 2. N 1. P. 1—44.

Fosberg F. R. The Polynesian species of *Hedyotis* (*Rubiaceae*) // Bull. Bishop Mus. 1943. N 174. P. 1—102.

Fosberg F. R. Hedyotis L. in Micronesia (F. R. Fosberg, M.-H. Sachet. Studies in Indo-Pacific *Rubiaceae*) // Allertonia. 1991. Vol. 6. N 3. P. 212—244.

Fosberg F. R., Sachet M.-H., Oliver R. L. Rubiaceae. (Flora of Micronesia. Vol. 5) // Smithson. Contr. Bot. 1993. N 81. P. 44—135.

Hooker J. D. Rubiaceae // Flora of British India. London, 1880. Vol. 3. Pt 7. P. 17—192.

Merrill E. D. Rubiaceae // A flora of Manila. Manila, 1912. P. 445—455.

Merrill E. D. Rubiaceae // An enumeration of Philippine flowering plants. Manila, 1923. Vol. 3. P. 492—576.

Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae*. Characteristic features and progressions. Contribution to a new subfamilial classification // Opera Bot. Belg. 1988. Vol. 1. P. 1—272.

Rogers G. K. The genera of *Cinchonoideae* (*Rubiaceae*) in the Southeastern United States // J. Arnold Arbor. 1987. Vol. 68. N 2. P. 137—183.

Schlechtendal D. F. L., Chamisso A. Plantarum Mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis // Linnaea. 1830. Bd 5. H. 1. S. 72—203.

Schlechtendal D. F. L., Chamisso A. Plantarum Mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis. Addenda // Linnaea. 1831. Bd 6. H. 3. S. 385—430.

Schumann K. Rubiaceae // C. F. Ph. Martius. Flora Brasiliensis. Monachii, 1888. Vol. 6. Pt 6. P. 1—124; 1889. Vol. 6. Pt 6. P. 125—442.

Schumann K. Rubiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. T. 4. Abt. 4. S. 1—156.

Steudel E. G. Nomenclator botanicus seu Synonymia plantarum. 2 ed. Stuttgartiae—Tubingae, 1840. Vol. 1. Lit. A—K. 852 p.

Terrell E. E. Synopsis of *Oldenlandia* (*Rubiaceae*) in the United States // Phytologia. 1990. Vol. 68. N 2. P. 125—133.

Terrell E. E. Overview and annotated list of North American species of *Hedyotis*, *Houstonia*, *Oldenlandia* (*Rubiaceae*), and related genera // Phytologia. 1991. Vol. 71. N 3. P. 212—243.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 VIII 1995

SUMMARY

The annotated list of 15 species and varietes from genera *Hedyotis*, *Mitracarpus*, *Morinda*, *Oldenlandia*, *Plocama*, *Rubia* and *Spermacoce* of subfamily *Rubioideae*, collected by A.Chamisso and J. F. Eschscholtz (as well as by L. Choris), with the citations of synonyms, herbarium specimens studied and information no the localities and dates of plant collecting is given. The taxa described by Chamisso and D. Schlechtendal (*Kadua acuminata*, *K. cookiana*, *K. cordata*, *K. menziesiana*, *K. romanzoffiensis*, *Mitracarpum torresianum*) as well as by A. P. de Candolle (*Morinda citrifolia* var. γ. *latifolia*, *Oldenlandia paniculata* var. β? *arenarioides*) are lectotypified. The type material (1 holotype, 6 lectotypes, 3 isolectotypes, 6 syntypes, 9 isosyntypes) is separated and catalogued.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.325 : 577.472/28

© Н. А. Петрова

ФИТОПЛАНКТОН В ИСТОКЕ РЕКИ НЕВЫ (ДАННЫЕ ЕЖЕДНЕВНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ)[1]

N. A. PETROVA. PHYTOPLANKTON IN THE UPPER REACHES OF THE NEVA RIVER (DAILY OBSERVATION)

Проанализированы данные ежедневных количественных проб фитопланктона, отбиравшихся в истоке р. Невы на протяжении 1981, 1982, 1987 и 1988 гг. В речном планктоне обнаружена бóльшая часть массовых видов водорослей Ладожского оз. Максимум встречаемости видов в р. Неве совпадает, как правило, с периодами их массового развития в прибрежной и деклинальной озерных зонах. Численность большинства видов в речном планктоне несколько меньше, чем в озере. В р. Неве отсутствуют виды, массовые в летнем планктоне юго-восточной и восточной частей озера, так как в системе озерных течений в этот период преобладает перенос водных масс против часовой стрелки. В годовом цикле средняя численность фитопланктона в истоке р. Невы превышает 100 тыс. кл./л с апреля по ноябрь, а значения более 1 млн кл./л регулярны на протяжении мая (16—28 дней). Средние величины численности фитопланктона р. Невы близки к аналогичным показателям прибрежной и деклинальной зон Ладожского оз.

Сток р. Невы практически полностью формируется водами Ладожского оз. Тот факт, что и фитопланктон реки аналогичен ладожскому, был установлен еще в начале нашего века (Балахонцев, 1909) и неоднократно подтверждался в дальнейшем (Воронихин, 1931; Порецкий, 1931; Раскина, 1963, 1968; Петрова, 1968; Шаранина, 1982). Это естественно, так как ладожская вода составляет 98 % объема стока р. Невы и проходит ее русло вплоть до Финского залива за 18—20 ч (Нежиховский, 1973).

Уровень количественного развития фитопланктона и его состав — важнейшие показатели состояния водоема и качества его воды. В Ладожском оз., переживающем на протяжении трех последних десятилетий серьезную трансформацию экосистемы под влиянием антропогенного евтрофирования, фитопланктон претерпел существенные изменения (Петрова, 1982, 1990). Значительно увеличились число массовых видов водорослей и общее флористическое разнообразие; на порядок возросли численность, биомасса, первичная продуктивность. Все это отразилось на составе и количестве водорослей в р. Неве и в акватории Невской губы Финского залива, находящейся под влиянием речного стока. Таким образом, актуальность изучения формирования невского планктона за счет озерного не вызывает сомнений. Вместе с тем детальные наблюдения в губе Петрокрепость, т. е. в районах, непосредственно примыкающих к истоку р. Невы, почти невыполнимы, так как использование крупных судов ограничено пределами фарватера, а использование маломерных затруднено в связи с обширностью акватории и частыми неблагоприятными погодными условиями. Долгое время наиболее подробные сведения о невском планктоне основывались на данных наблюдений на водопроводных станциях в пределах С.-Петербурга, проводимых с 1949 г. с периодичностью в 3—5 дней (Раскина, 1963, 1968; Шаранина, 1982). При всей своей уникальности и бесценном научном значении эти многолетние наблюдения не позволяют достаточно репрезентативно судить о первоначальном составе невского фитопланктона. Только в некоторые экстремальные моменты, такие как весенний пик развития диатомовых водорослей, эти данные можно прямо сопоставить с данными по озерным планктониым комплексам.

---

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 93-04-6960).

В период исследований Ладожского оз. экспедицией Института озероведения АН СССР в 1976—1990 гг. в течение нескольких сезонов проводился ежедневный отбор проб фитопланктона вблизи истока р. Невы у пос. им. Морозова. Наиболее полно удалось обработать четыре годовых цикла наблюдений — за 1981, 1982, 1987 и 1988 гг. Количественные пробы фитопланктона отбирали ежедневно в бутылки объемом 0.5 л, фиксировали формалином и обрабатывали отстойным методом. Водоросли подсчитывали в камере Нажотта объемом 0.05 мл. Сравнение подробных рядов наблюдений за невским планктоном с данными озерных рейсов, проводившихся реже, как правило, 1—2 раза в каждый гидрологический сезон, конечно, затруднено (Антропогенное эвтрофирование..., 1982; Современное состояние..., 1987; Ладожское озеро..., 1992). Тем не менее анализ полученных материалов позволяет существенно уточнить представление о начальном составе фитопланктона р. Невы и степени его сходства с ладожским.

Сложная морфометрия озерной котловины Ладожского оз. обусловливает пространственную неоднородность всех процессов в водоеме, в том числе и жизнедеятельность планктонных водорослей. В период усилившегося антропогенного воздействия на Ладогу неоднородность состава и количественных характеристик фитопланктона по акватории особенно возросла. Появились районы со значительными изменениями в планктоне, вызванными не только влиянием евтрофирования, но и загрязнением водоема. В настоящее время в Ладожском оз. выделены 4 основные зоны, различающиеся ходом большинства лимнических процессов (Гусаков, Тержевик, 1992): 1) прибрежная (до изобаты 15 м); 2) деклинальная (15—51 м); 3) профундальная (52—89 м); 4) ультрапрофундальная (глубже 89 м). Мелководные зоны (1-я и 2-я) прогреваются весной значительно раньше (на 2—3 мес) глубоководных и отделены от последних на протяжении большей части гидрологической весны (V—VI) и гидрологической осени (X—XI) плотностным барьером термического бара.[2] Естественно ожидать, что влияние первых 2 зон на формирование планктона р. Невы должно быть значительно бо́льшим. В прибрежной и деклинальной зонах условия для развития фитопланктона наиболее благоприятны, так как менее глубокие части акватории лучше прогреваются. Однако эти же зоны первыми принимают на себя весь объем загрязнений, поступающих из водосборного бассейна в озеро.

На формировании невского фитопланктона должны существенно сказываться также сложные динамические условия в Ладожском оз., определяющие чередование восточного и западного переноса озерных вод к истоку р. Невы (Крючков, 1987).

Состав массовых водорослей планктона Ладожского оз. в годы наблюдений сопоставлен с невским (табл. 1). Как видно из табл. 1, подавляющее большинство массовых ладожских видов встречено и в истоке р. Невы.

Наиболее полно в р. Неве были представлены виды, развивающиеся в озере длительное время и на обширных участках акватории. Классическим примером таких видов является основной доминант весеннего фитопланктона *Aulacosira islandica*. Период весеннего развития *A. islandica* в южной части Ладожского оз. прослеживается в невском планктоне настолько отчетливо, что можно уточнить ряд интересных деталей биологии этого вида (Petrova, 1986). Водоросли, развивавшиеся в озере не так регулярно или на меньшей площади, несмотря на то что их максимальная численность превышала 1 млн кл./л, в р. Неве встречались только в количестве нескольких сотен тысяч клеток в литре или вовсе не были отмечены. Часть из них — формы с рыхлыми или хрупкими колониями (например, виды родов *Aphanothece* и *Anabaena*, *Asterionella formosa*, *Diatoma tenue*). Развитие других водорослей в озере локально или связано с районами, удаленными от истока р. Невы. Так, доминант летнего планктона оз. Ильмень *Stephanodiscus binderanus* приносится в Ладогу

---

[2] Область с температурой воды +4 °С от поверхности до дна, возникающая в периоды весеннего прогрева и осеннего охлаждения озера.

ТАБЛИЦА 1

Состав и период максимального обилия массовых видов водорослей Ладожского оз. в истоке р. Невы (1981, 1982, 1987, 1988 гг.)

Таксоны	Ладожское оз.			р. Нева	
	максимальная численность, тыс. кл./л	районы максимального развития	сроки максимального развития, календарные месяцы	максимальная численность, тыс. кл./л	сроки максимального развития, календарные месяцы
Cyanophyta					
Anabaena flos aquae (Lyngb.) Bréb.	21240	Д	VIII	—	—
Aphanizomenon flos aquae (L.) Ralfs	240000	Все озеро	VII—X	1500	X
Aphanothece clathrata W. et G. S. West	1000	П	VII—VIII	880	VIII
A. saxicola Näg.	2800	П	VII—VIII	300	VIII
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	22642	Все озеро	VIII—IX	1600	VIII
M. pulverea (Wood.) Sorti f. *conferta* (W. et G. S. West) Elenk.	1040	П	VIII—IX	8000	X
M. pulverea f. *incerta* (Lemm.) Elenk.	2000	П	VII—IX	160	VII
M. pulverea f. *irregularis* (B.-Peters.) Elenk.	2100	П	VII—IX	2000	IX
Oscillatoria planctonica Woloscz.	2600	П, Д	VII—X	1600	IX—X
O. tenuis Ag.	3600	П, Д	VII—IX	5600	VII—IX
Synechocystis aquatilis Sauv.	1840	Д	V—VI	720	V
Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk.	1740	Д (У)	VII(IX)	3200	VIII
Bacillariophyta					
Asterionella formosa Hass.	2128	Д (все озеро)	V—VI(VII)	368	V
Aulacosira distans (Ehr.) Kütz. var. *alpigena* (Grun.) Sim.	3480	П	V—VI	—	—
A. granulata (Ralfs) Sim. var. *granulata*	1060	П	IX	—	—
A. islandica (O. Müll.) Sim.	9424	П (Д)	V—VI(VI—VII, X)	7200(2912)	V(X)
A. italica (Kütz.) Sim. var. *italica*	5292	П, Д	VI, VIII—X	2880	IX—X
Diatoma tenue Ag. var. *elongatum* Lyngb.	5872	П, Д	V—VII	300	V
Fragilaria crotonensis Kitt.	4200	Д	VII—IX	640	VIII—IX
Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krig.	1360	П	VIII—X	—	—
Xanthophyta					
Tribonema affine West	2796	Все озеро	VII—IX	3080	IX

Примечание. Зоны: Д — деклинальная, П — прибрежная, У — ультрапрофундальная. В скобках приведены сведения о массовом, но эпизодическом развитии вида вне основного ареала.

ТАБЛИЦА 2

Численность массовых видов зеленых водорослей планктона р. Невы весной 1987 г.

Таксоны	Максимальная численность, тыс. кл./л	Дата максимального обилия
Ankistrodesmus gracilis (Reinsch.) Korschik.	1536	29 V
A. pseudomirabilis Korschik. var. *spiralis* Korschik.	1192	28 V
Coelastrum microporum Naeg.	1280	1 VI
Kirchneriella obesa (West) Schmidle var. *obesa*	2048	29 V
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.	1024	23 V
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz. var. *bijugatus*	3808	18 V
S. quadricauda (Turp.) Dréb. var. *setosus* Kirchn.	3328	18—23 V

волховскими водами и обилен во второй половине лета в Волховской губе. Однако в летний период основной перенос водных масс в озере осуществляется против часовой стрелки, и волховские воды поднимаются далеко на север вдоль восточного берега. Этим же, по-видимому, можно объяснить отсутствие в р. Неве *Aulacosira distans* var. *alpigena* — массового вида Онежского оз., многочисленного преимущественно в Свирской губе Ладожского оз. Менее понятно незначительное количество в р. Неве видов *Fragilaria crotonensis* и *Aulacosira granulata*, в массе встречавшихся у западного берега озера вблизи впадения р. Бурной. Большей, чем в озере, в р. Неве оказалась максимальная численность *Microcystis pulverea* f. *conferta*, *Oscillatoria tenuis*, *Woronichinia naegeliana* — видов с интенсивными, но иногда короткими вспышками развития в озере.

В фитопланктоне р. Невы с численностью, превышавшей 1 млн кл./л, обнаружено также множество видов (преимущественно зеленых протококковых водорослей), далеко не таких массовых в основной части акватории Ладожского оз. Очевидно, это массовые виды южных прибрежных мелководий. Они обычны в р. Неве в конце мая—июня. В 1987 г. в этот период протококковые в невском фитопланктоне оттеснили на второй план даже обычного весеннего доминанта *Aulacosira islandica*. В табл. 2 приведена максимальная численность видов этой группы водорослей в планктоне р. Невы весной 1987 г.

Периоды максимальной численности в невском планктоне большинства массовых ладожских видов совпадают с пиками их развития в озере, как правило, в пределах прибрежной и деклинальной зон. Невские материалы позволяют уточнить периоды вегетации многих сезонных озерных доминантов. В данных 1988 г., как и в опубликованных ранее (Petrova, 1986) наблюдениях 1981 г., очень подробно показано развитие *Aulacosira islandica*. В р. Неве в 1988 г. численность этого вида впервые (27 II, затем 2 III) превысила 100 тыс. кл./л, но регулярно *A. islandica* присутствует в значительном количестве с 1 IV. Численность в 1 млн кл./л была достигнута 19 IV, затем 21 IV и стала почти ежедневной с 3 по 21 V. Максимум (7200 тыс. кл./л) пришелся на 3 V. После 22 V вплоть до 21 VI численность *A. islandica* постепенно снижалась, но оставалась больше чем 100 тыс. кл./л. Летом этот вид отмечался в значительном количестве лишь эпизодически (7 VII, 7 VIII, 23 VIII, 1 IX). Однако с 17 IX можно было наблюдать период осеннего развития, длившийся до 17 XI, когда численность этого вида практически ежедневно была более 100 тыс. кл./л.

Не менее отчетливо в невском планктоне различались периоды вегетации других видов. Массовая водоросль позднелетнего озерного планктона *Tribonema affine*

ТАБЛИЦА 3

Внутригодовые изменения общей численности фитопланктона в истоке р. Невы

Годы	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Средняя численность, тыс. кл/л												
1981	84	1007	735	935	4543	382	1151	911	1359	721	96	74
1982	9	39	4	570	1261	487	60	136	245	467	174	50
1987	45	16	11	6	4405	1134	557	300	53	69	102	9
1988	9	50	53	739	1405	109	361	576	672	976	329	22
Максимальная численность, тыс. кл/л												
1981	292	3400	2152	4800	9255	1144	3183	2558	4244	2166	312	402
1982	50	419	20	3556	3224	1560	212	1648	1388	2580	890	222
1987	133	160	80	43	36805	7966	2314	3089	326	495	328	56
1988	58	310	270	6520	3044	458	1568	3755	4096	7208	1864	169
Дата максимальной численности												
1981	19	22	18	30	13	3	24	20	11	4	2	15
1982	15	24	14	29	17	15	13	17	9	1	3	3
1987	5	8	23	23	29	1	30	1	12	31	19	3
1988	15	27	23	30	16	11	5	25	1	3	1	22
Число дней с численностью более 1000 тыс. кл/л												
1981	—	12	6	10	28	2	17	12	14	10	—	—
1982	—	—	—	6	16	3	—	1	2	2	—	—
1987	—	—	—	—	17	8	5	2	—	—	1	—
1988	—	—	—	5	18	—	2	4	5	6	1	—
Число дней с численностью более 100 тыс. кл/л												
1981	8	13	23	16	2	25	14	16	16	19	1	7
1982	—	3	—	14	12	13	3	3	11	16	16	2
1987	1	1	—	—	10	19	16	4	3	4	2	—
1988	—	2	4	10	10	10	20	13	13	20	18	2

эпизодически встречалась в р. Неве в разные сроки, но с 11 VII по 29 IX ее численность регулярно превышала 100 тыс. кл./л, максимум (2000 тыс. кл./л) наблюдался 1 IX. Очень хорошо прослеживалось массовое развитие *Aulacosira italica* с 29 VIII по 21 XI, максимум (более 1 млн кл./л) пришелся на 1 IX, 27 IX и 3 X. Два более коротких, но отчетливых периода развития можно было наблюдать у *Oscillatoria planctonica* — с 6 IV по 3 V (максимум 30 IV — 1600 тыс. кл./л) и с 17 IX по 16 X (пики 17 IX и 1 X — около 1500 тыс. кл./л).

В табл. 3 суммированы полученные сведения о внутригодовом ходе общей численности водорослей в планктоне истока р. Невы. Зимой значительное количество водорослей наблюдалось только в 1981 г. В феврале и марте этого года в невском планктоне в массе присутствовала водоросль, в фиксированном состояиии определенная нами как *Chromulina nitens* Skuja. С 15 II по 24 III ее численность (с учетом числа вегетативных клеток и спор) регулярно превышала 1 млн кл./л. Максимальная численность 22 II составила 2776 тыс. кл./л. В озере этот вид практически не встречался. Возможно, это литоральная форма, развивающаяся в мелководьях губы Петрокрепость.

Весеннее развитие фитопланктона с численностью водорослей, превышающей 500 тыс. кл./л, начинается в апреле; в течение 5—10 дней численность водорослей может превышать 1 млн кл./л. Максимального обилия фитопланктон достигает в

ТАБЛИЦА 4

Численность планктонных водорослей, тыс. кл./л, в мелководных зонах Ладожского оз. и в истоке р. Невы

Годы	Акватория	Средняя численность			Максимальная численность		
		весна (V—VI)	лето (VII—VIII)	осень (IX—X)	весна (V—VI)	лето (VII—VIII)	осень (IX—X)
1981	Прибрежная зона	3337	2772	3014	10547	9014	13651
	Деклинальная зона	1746	4324	332	10704	28065	8332
	Р. Нева	2463	1031	1040	5200	2871	3205
1982	Прибрежная зона	2012	494	1593	13560	3421	5717
	Деклинальная зона	1297	780	88	4456	3858	274
	Р. Нева	874	98	356	2392	930	1984
1987	Прибрежная зона	1680	501	—	3197	24830	—
	Деклинальная зона	1034	310	—	9038	4356	—
	Р. Нева	2770	429	61	22386	2702	411
1988	Прибрежная зона	322	639	10991	656	240146	23484
	Деклинальная зона	1105	1029	—	2785	9020	—
	Р. Нева	757	469	824	1751	2662	5652

период весеннего пика развития диатомовых водорослей в мае. Численность водорослей, близкая к 1 млн кл./л и превышающая эту величину, наблюдается почти ежедневно. В июне в прибрежной и отчасти в деклинальной зонах Ладожского оз. развитие диатомовых заканчивается и начинают формироваться летние комплексы водорослей, более разнообразные по составу, но с меньшей численностью. В р. Неве такая смена проявляется в уменьшении средней и максимальной численности водорослей, и особенно в снижении количества дней с численностью фитопланктона, превышающей 1 млн кл./л. Осенний пик развития озерного планктона проявляется в р. Неве отчетливо и приходится на сентябрь—октябрь. Еще в ноябре численность водорослей регулярно превышает 100 тыс. кл./л, а иногда и 1 млн кл./л. В декабре и январе состав планктонных водорослей случаен, а численность очень невелика.

Наконец, из сопоставления общей численности водорослей прибрежной и деклинальной зон Ладожского оз. в различные сезоны с численностью водорослей в р. Неве в соответствующие периоды (табл. 4) следует, что средние показатели для невского планктона близки к средним показателям для планктона мелководных зон озера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. 304 с.

Балахонцев Е. Н. Ботанико-биологические исследования Ладожского озера. СПб., 1909. 576 с.

Воронихин Н. Н. Фитопланктон р. Б. Невки в период 1923—1926 гг. // Тр. Бот. сада АН СССР. 1931. Т. 44. С. 104—224.

Гусаков Б. Л., Тержевик А. Ю. Лимническое районирование и особенности озерных процессов в лимнических зонах // Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб., 1992. С. 21—26.

Крючков А. М. Влияние динамики вод Ладожского озера на формирование водной массы р. Невы // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. С. 180—186.

Ладожское озеро — критерии состояния экосистемы. СПб., 1992. 325 с.

Нежиховский Р. А. Река Нева. Л., 1973. 191 с.

Петрова Н. А. Фитопланктон Ладожского озера // Растительные ресурсы Ладожского озера. Л., 1968. С. 73—130.

Петрова Н. А. Фитопланктон и рост его продуктивности в процессе антропогенного эвтрофирования озера. 1. Уровень количественного развития и флористический состав // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. С. 124—130.

Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л., 1990. 199 с.

Порецкий В. С. Наблюдения над диатомовым планктоном р. Б. Невки // Тр. Бот. сада АН СССР. 1931. Т. 44. С. 245—348.

Раскина Е. Е. Биологические помехи в работе Ленинградского водопровода // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1963. Т. 14. С. 137—150.

Раскина Е. Е. Загрязнение и самоочищение реки Невы // Тр. ЗИН АН СССР. 1968. Т. 45. С. 168—192.

Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л., 1987. 213 с.

Шаранина И. Н. Изменения в составе фитопланктона р. Невы // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. С. 215—217.

Petrova N. A. Seasonality of *Melosira*-plankton of the great northern lakes // Hydrobiologia. 1986. Vol. 138. P. 65—73.

Институт озероведения РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 II 1995

SUMMARY

Daily phytoplankton samples were collected in the upper reaches of the Neva river in 1981, 1982, 1987 and 1988. The composition of the river phytoplankton was nearly identical with that of the Ladoga lake, the source of the river. The hydrodynamics of the lake water inhibits summer dominant forms of algae from south-western part of the lake to reach the river. Most if not all of the algae had a maximum of cell-number in the river at the same time as in the coastal and declined lake zones. The total cell-number in the river phytoplankton may be more than 1 million cells per litre in April—November. The maximal cell number was observed for 16—28 days in May.

УДК 581.526.325 : 577.472(268.46)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© Т. А. Михайлова

ВИДОВОЙ СОСТАВ ВОДОРОСЛЕЙ НА ПЛАНТАЦИИ *LAMINARIA SACCHARINA* В БЕЛОМ МОРЕ

T. A. MIKHAYLOVA. ALGAL SPECIES COMPOSITION IN *LAMINARIA SACCHARINA* PLANTATION IN THE WHITE SEA

Приведен список макроводорослей — эпифитов ламинарии сахаристой и обрастателей плантационных установок в условиях Белого моря (41 вид). Описаны особенности распределения эпифитов по слоевищу ламинарии и динамика их развития в течение летнего периода. Указаны 3 вида, новых для флоры Белого моря.

Цель настоящей работы — изучение видового состава макрофитообрастания плантационных установок и слоевищ *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. в условиях марикультуры.

Ламинария сахаристая выращивается в 2-годичном цикле на установках горизонтального типа, занимающих толщу морской воды на глубине 0.5—4 м. Сбор урожая производится с конца июля до начала сентября.

Материал и методика

Материал для данного исследования отбирали в летний период 1991—1992 гг. с периодичностью 2 раза в месяц на плантационных установках, функционирующих 1—2 года в районе Соловецких о-вов Белого моря. Обрастатели снимали с искусственного субстрата (капроновых веревок 6 мм в диам.), для изучения эпифитов просматривали по 10 растений ламинарии в возрасте 0^+—2^+ года. Водоросли определялись в Отделе альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН под руководством К. Л. Виноградовой.

Результаты и их обсуждение

Всего на плантации ламинарии был собран 41 вид водорослей — обрастателей искусственного субстрата и эпифитов ламинарии (см. таблицу).

Комплекс эпифитов представлен 15 видами (см. таблицу), среди которых преобладают бурые водоросли. Большинство из них относится к наиболее примитивному порядку *Ectocarpales*. По жизненным формам и характеру взаимодействия с базифитом преобладают однолетние тонконитевидные голоэпифиты.

На ризоидах ламинарии обнаружено 8 видов водорослей, которые относятся к факультативным эпифитам и являются также обрастателями искусственного субстрата. Наиболее частыми эпифитами ризоидов являются *Desmarestia aculeata* и *Polysiphonia urceolata*. Многолетние виды — *Desmarestia aculeata*, *Sphacelaria plumosa*, *Fimbrifolium dichotomum* — встречаются на двулетних растениях. В целом только у 10—30 % растений ламинарии ризоиды подвергаются обрастанию.

Стволики однолетних растений ламинарии практически свободны от эпифитов, лишь изредка на них можно обнаружить бурые водоросли, находящиеся на ранних стадиях развития и представленные микроскопическими стелющимися нитями. На стволиках двулетних растений обнаружено 5 видов водорослей, относящихся к однолетним голоэпифитам. Единственным облигатным эпифитом на стволиках является *Litosiphon filiformis*.

Изучение эпифитов пластины представляется наиболее важным, поскольку именно она имеет промысловую ценность. Новая пластина, сформировавшаяся в данный вегетационный сезон, менее всего подвержена обрастанию. На ней обнаружено 4 вида мелких и микроскопических водорослей, которые являются облигатными эпифитами (2 эндофита, 1 амфиэпифит и 1 голоэпифит). Характерный и массовый вид *Phaeostroma endophyticum* развивается преимущественно на волане пластины. Разнообразный видовой состав эпифитов (10 видов) отмечен на старой (прошлогодней) пластине. Здесь преобладают факультативные эпифиты, по характеру взаимоотношения с базифитом они являются голоэпифитами, а 3 вида — облигатными эпифитами (они представлены 2 микроскопическими эндофитами и 1 мелким голоэпифитом). Из облигатных наиболее характерными и массовыми являются эндофит *Gononema aecidioides* и голоэпифит *Litosiphon filiformis*.

В конце июня слоевища ламинарии практически лишены обрастаний, на отдельных растениях отмечались единичные стерильные экземпляры *Ectocarpus* sp., *Pilayella litoralis*, *Scagelia pylaisei*, *Polysiphonia urceolata*, небольшие слоевища *Desmarestia aculeata*. В конце июля появились *Pilayella varia*, *Ectocarpus siliculosus*, единично встречались *Acrosiphonia* sp., *Porphyra* sp., *Fimbrifolium dichotomum*, *Palmaria palmata*.

Конец июля—начало сентября — самый теплый для Белого моря период, когда видовой состав наиболее разнообразен и многие водоросли, в частности эпифиты, достигают своего массового развития.

Оказалось возможным проследить динамику развития наиболее характерных облигатных эпифитов ламинарии (*Gononema aecidioides*, *Phaeostroma endophyticum*, *Litosiphon filiformis*) в течение летнего сезона.

Вид *Gononema aecidioides* наблюдался с конца июня до сентября с многогнездными спорангиями. В конце июня встречался единично, в начале июля — на 50 % растений ламинарии, в конце июля — на большинстве растений. К началу сентября эндофит достигал своего массового развития на всех растениях ламинарии.

Вид *Phaeostroma endophyticum* был обнаружен только в июле с многогнездными спорангиями. Пик его развития наблюдался в первой половине июля, когда он в массе развивался на всех растениях ламинарии. Во второй половине июля степень покрытия

Состав обрастателей искусственного субстрата плантации и слоевища *Laminaria saccharina*

Виды	Искусственный субстрат	Слоевище ламинарии			
		ризоиды	стволик	пластина	
				новая	старая
Chlorophyta					
Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag.	+				
A. incurva Kjellm.	+				
A. sonderi (Kütz.) Kornmann	+				
Cladophora sericea (Huds.) Kütz.	+				
Enteromopha prolifera (O. F. Müll.) J. Ag.	+				
Ulvaria obscura (Kütz.) Gayral	+				
Urospora penicilliformis (Roth.) Aresch.	+				
Phaeophyta					
Alaria esculenta (L.) Grev.	+				
Chorda filum (L.) Lamour.	+				
C. tomentosa Lyngb.	+				
Chordaria flagelliformis (Müll.) Ag.	+				
Desmarestia aculeata (L.) Lamour.	+	+			
Ectocarpus confervoides (Roth.) Le Jolis	+		+		+
E. siliculosus (Dillw.) Lyngb.	+	+			+
E. fasciculatus Harv.	+				
Eudesme virescens (Carm.) J. Ag.	+				
Gononema aecidioides (Rosenv.) Pedersen				+	+
Laminaria digitata (Huds.) Lamour.	+				
Leptonematella fasciculata (Reinke) Silva	+				
Litosiphon filiformis (Reinke) Batters			+	+	+
Petalonia fascia (Müll.) Kuntze	+				
Phaeostroma endophyticum Lund				+	+
P. parasiticum Børg.				+	
Pilayella litoralis (L.) Kjellm.	+		+		+
P. varia Kjellm.	+	+			+
Saccorhiza dermatodea (De la Pyl.) J. Ag.	+				
Sphacelaria plumosa Lyngb.		+			
Rhodophyta					
Antithamnionella floccosa (Müll.) Whittick	+				
Audouinella efflorescens (J. Ag.) Papenf.	+				
Ceramium circinatum (Kütz.) J. Ag.	+				
Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen	+	+			
Acrochaetium secundatum (Lyngb.) Näg.	+				
Odonthalia dentata (L.) Lyngb.	+				
Palmaria palmata (L.) Kuntze			+		
Pantoneura baerii (Post. et Rupr.) Kylin	+				
Phycodrys rubens (L.) Batt.	+				
Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev.	+	+	+		+
Porphyra sp.	+				+
Ptilota plumosa (Huds.) Ag.	+	+			
Rhodochorton spetsbergense Kjellm.	+				
Scagelia pylaisei (Mont.) Winne		+			+

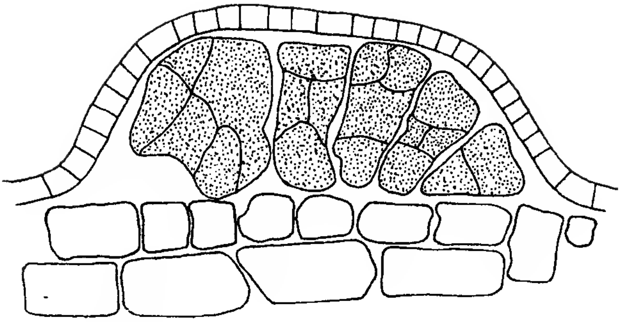


Рис. 1. *Phaeostroma endophyticum* в подкоровом слое ламинарии. Начальная стадия развития многогнездных спорангиев.

эндофитом слоевища ламинарии снижалась и половина экземпляров эндофита имела к этому времени уже опустошенные спорангии.

Вид *Litosiphon filiformis* встречался в июне в стерильном состоянии, в июле—сентябре — с многогнездными спорангиями. В конце июня отмечены единичные растения на стадии базального диска с редкими и короткими вертикальными нитями. В первой половине июля уже на многих растениях ламинарии обнаружено значительное число экземпляров эпифита с многогнездными спорангиями на базальной части слоевища. Во второй половине июля развитие эпифита достигло максимума, он поселялся на всех растениях ламинарии и имел многогнездные спорангии как на горизонтальной, так и на вертикальной частях таллома. К началу сентября степень развития эпифита снижалась, многогнездные спорангии на вертикальных нитях созревали и начинали опустошаться.

Обрастатели искусственного субстрата представлены 34 видами водорослей-макрофитов (см. таблицу), среди которых наиболее многочисленны бурые (15 видов) и красные (12) водоросли. Подавляющее большинство обрастателей представлено мелкими однолетними нитевидными формами высотой не более 20 см. Состав водорослей, обрастающих искусственный субстрат, соответствует комплексу водорослей из ассоциации *Laminaria saccharina* в природе (Успенская, 1963; Гемп, 1967; Возжинская, 1986). Наиболее часто среди обрастателей встречаются *Desmarestia aculeata* и *Polysiphonia urceolata*. В то время как *P. urceolata* имеет небольшие размеры (до 10 см дл.), длина кустов *Desmarestia aculeata* составляет более 50 см. Водоросли с крупным слоевищем, такие как *Saccorhiza dermatodea*, *Laminaria digitata* и *Alaria esculenta*, являются сопутствующими видами, они составляют менее 1 % от общего количества ламинарий на плантациях и не конкурируют с выращиваемым видом; кроме того, это также ламинариевые водоросли, они могут перерабатываться промышленностью, при этом качество сырья не ухудшается.

Таким образом, максимальное количество видов-эпифитов и наиболее крупные их формы наблюдаются на тех частях слоевища ламинарии, которые не используются в настоящее время промышленностью. Имеющая наибольшую промысловую ценность новая пластина менее всего подвержена обрастанию. Эпифиты пластины представлены микроскопическими формами и к моменту сбора урожая завершают свой жизненный цикл. На 2-й год использования плантационные установки обрастают незначительно и обрастатели не мешают росту ламинарии. Сопутствующие виды не конкурируют с выращиваемым видом. Однако при многолетнем использовании плантационных установок проблема борьбы с обрастанием не теряет своей актуальности.

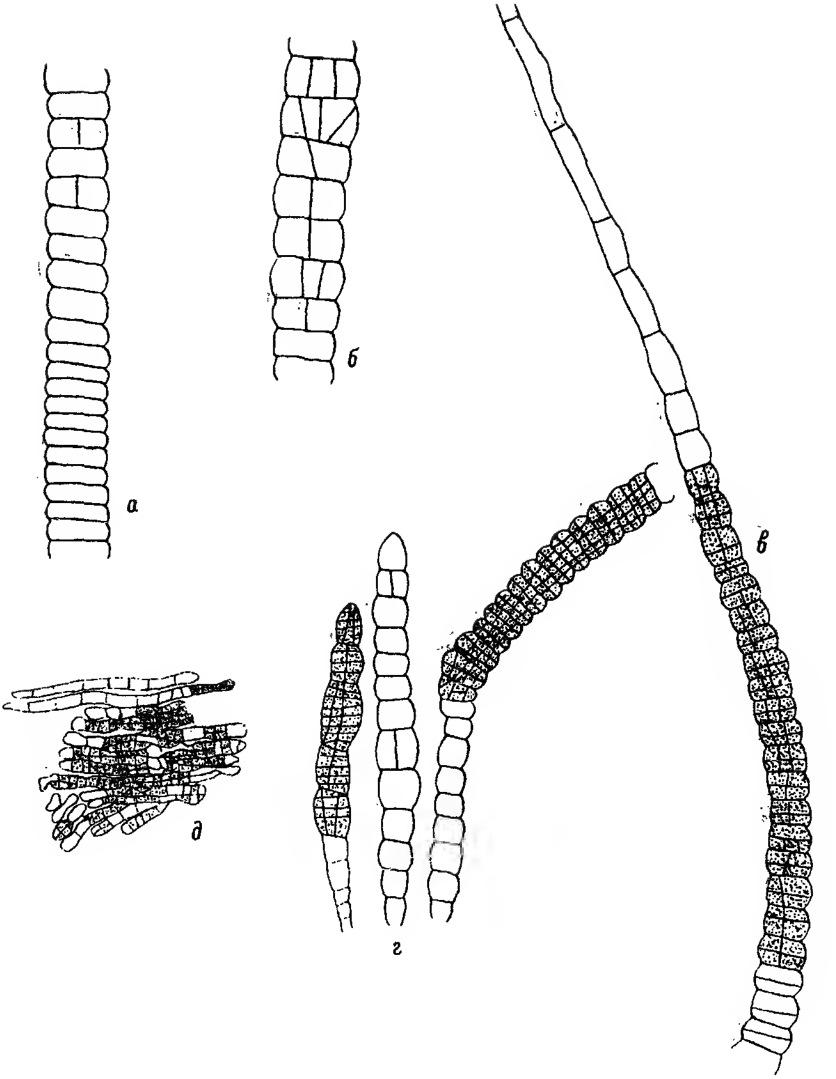


Рис. 2. *Litosiphon filiformis.*

а, б — фрагменты вегетативных нитей; *в* — верхушка фертильной нити; *г* — вертикальные нити около основания с многогнездными спорангиями; *д* — стелющиеся нити с многогнездными спорангиями.

В результате обработки настоящего материала обнаружено 3 вида, ранее для флоры Белого моря не указывавшихся.

Phaeostroma endophyticum (рис. 1).

Микроскопический эндофит, растет в подкоровом слое растения-базифита, с поверхности имеет вид веерообразных темных пятен 150—200×300—350 мкм. Вегетативные нити в жизненном цикле представлены слабо и быстро трансформируются в спорангии. Многогнездные спорангии 13—25×37—85 мкм, разделенные косыми и прямыми перегородками, расположены вееровидно.

Отмечался с конца июня до конца июля с многогнездными спорангиями на новых, единично на старых пластинах ламинарии. Массовое развитие в начале июля.

Phaeostroma parasiticum.

Микроскопический амфиэпифит, с поверхности имеет вид бурых пятен неправильной формы, 0.4—1.1×(0.4)1.0—1.1 мм. Слоевище состоит из 1-рядных, радиально расходящихся, обильно неправильно и односторонне разветвленных нитей, 8—15 мкм шир., с характерными одноклеточными булавовидными веточками, 15—17 мкм дл. и 13—15 мкм шир. Главная ось хорошо прослеживается от центра к периферии. Верхушки горизонтальных нитей по краям часто приподняты. В центре образуется многослойная структура в результате нарастания горизонтальных нитей друг на друга.

Встречен в конце июля в стерильном состоянии на новой пластине ламинарии.

Litosiphon filiformis (рис. 2).

Голоэпифит. Слоевище тонконитевидное, 0.2—1.0 см выс., прикрепляется стелющимися нитями, растущими радиально с образованием правильного диска 300—600 мкм в диам. От центра базального диска отходят простые членистые вертикальные нити, в нижней и верхней частях 1-рядные, в средней части многорядные, 15—17 мкм шир. Клетки вертикальных нитей цилиндрические и бочонковидные. Многогнездные спорангии образуются на горизонтальной и вертикальной частях слоевища. На стелющихся нитях они расположены интеркалярно, на вертикальных нитях — почти по всей длине, кроме нижней части нити и верхушки. Фертильные нити 17—40 мкм толщ.

Отмечался с конца июня до сентября с многогнездными спорангиями преимущественно на старой пластине, реже — на стволике и новой пластине ламинарии. Массовое развитие в конце июля.

Примечание. В июне и начале июля растения состоят из горизонтальной части или имеют слабо развитую вертикальную часть, представленную 1-рядными стерильными короткими нитями; многогнездные спорангии развиваются на горизонтальной части слоевища. В июле—сентябре многогнездные спорангии развиваются и на вертикальной части, а спорангии на горизонтальной части опустошаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возжинская В. Б. Донные макрофиты Белого моря. М., 1986. 192 с.

Гемп К. П. Эпифиты промысловых водорослей Белого моря // Матер. рыбхоз. иссл. Сев. бассейна. Мурманск, 1967. Вып. 9. С. 82—94.

Успенская Г. Д. Некоторые данные к флоре макроэпифитов района Великой Салмы (Кандалакшский залив Белого моря) // Тр. Кандалакшского заповедника. 1963. Вып. 4. С. 274—277.

Северное отделение Полярного
научно-исследовательского института
морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н. М. Книповича
Архангельск

Получено 23 X 1995

SUMMARY

The checklist (41 species) of macroalgal epiphytes on *Laminaria saccharina* and overgrowers of plantational devices in the White Sea is given. Patterns of epiphyte distribution over *Laminaria* thallus and dynamics of their development in the summer period are described. Three species new for the White Sea flora are recorded.

УДК 581.412 : 582.29 : 581.5(571.1)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© С. А. Пристяжнюк

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЛИШАЙНИКОВ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ. II. СВЯЗЬ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ

S. A. PRISTYAZHNYUK. LICHEN LIFE-FORMS IN SUBARCTIC TUNDRAS OF YAMAL PENINSULA. II. RELATIONS TO ECOLOGICAL FACTORS

На примере лишайников района среднего течения р. Сэбаяха (п-ов Ямал) рассмотрены общие закономерности связи между жизненными формами лишайников субарктических тундр п-ова Ямал и различными факторами окружающей среды. На основе 70 геоботанических описаний растительности проведена ординация 86 наиболее часто встречающихся в исследуемом районе видов лишайников по следующим факторам: влажности, толщине подстилки с торфяным слоем, глубине снежного покрова и ветрообдуваемости местообитаний. Выявлена тенденция к увеличению разветвленности, или рассеченности, талломов кустистых и листоватых лишайников с нарастанием экстремальности условий окружающей среды. Обсуждается вопрос о влиянии данного эффекта на приспособительные возможности лишайников. Констатируется сходство спектров жизненных форм тундровых эпифитных и напочвенных лишайников суровых (прежде всего сухих) местообитаний.

В предыдущей статье (Пристяжнюк, 1996) рассматривалась система жизненных форм лишайников субарктических тундр п-ова Ямал. Задача данной работы — выявление общих закономерностей связи между жизненными формами лишайников субарктических тундр п-ова Ямал и различными факторами окружающей среды. Исследования проводились в районе среднего течения р. Сэбаяха, расположенном в западной части типичных тундр полуострова. Выбор этого района был обусловлен значительным участием лишайников в сложении растительного покрова.

Природно-климатические условия района довольно суровые, безморозный период длится около 2 мес. Среднемесячная температура наиболее теплых месяцев (июль, август) — около 6—10 °С. Среднемесячная температура января, февраля и марта — около -20 °С. В течение года выпадает в среднем 280 мм осадков (Справочник..., 1972).

Для анализа использовали 89 наиболее часто встречающихся в геоботанических описаниях таксонов напочвенных лишайников. Каждый из них ординировали по четырем экологическим факторам: влажности, глубине снежного покрова, толщине подстилки (состоящей из отмерших частей трав, кустарничков, мхов и опавших листьев) с торфяным слоем и по ветрообдуваемости.

Для ординации лишайников было использовано 70 геоботанических описаний растительности. При ранжировании видов по увлажненности местообитаний применяли методику, описанную И. А. Цаценкиным с соавт. (1978). Для каждого вида было получено распределение по ступеням увлажнения местообитаний при разном обилии. После этого видам, которые наиболее часто и с наибольшим обилием встречаются в самых сухих местообитаниях, присваивали балл 0, в местообитаниях среднего увлажнения — 1, в наиболее сырых местообитаниях — 2. В том случае, если на распределение видов не влияла влажность, ставили прочерк (табл. 1). Так же баллы присваивали видам и по остальным трем экологическим факторам. В направлении от балла 0 к баллу 2 соответственно увеличиваются влажность, толщина подстилки с торфяным слоем, глубина снежного покрова, уменьшается ветрообдуваемость.

При ранжировании геоботанических описаний растительности по глубине снежного покрова считали, что последняя приблизительно равна высоте кустарникового яруса (Городков, 1935). Толщину подстилки с торфяным слоем определяли с помощью прямых измерений. Ветрообдуваемость оценивали в относительных величинах, исходя из положений рассматриваемых сообществ в рельефе, экспозиции, преобладающих направлений ветра, развитости кустарникового яруса.

Для удобства восприятия и анализа распределение видов в четырехмерном пространстве экологических факторов было трансформировано в ряд по направлению увеличения длины радиуса от начала координат к местоположению вида в этой системе координат. Длина радиуса рассчитывалась, как Евклидово расстояние (ED):

$$\mathrm{ED} = \left[\sum_{i=1}^{N} A_i\right]^{0.5},$$

ТАБЛИЦА 1

Ординация видов лишайников по экологическим факторам

Виды	Факторы				Жизненная форма	ED
	А	Б	В	Г		
Pertusaria panyrga (Ach.) A. Massal.	0	0	0	0	1.1.1.3.	0.00
P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.	0	0	0	0	1.1.1.3.	
P. dactylina (Ach.) Nyl.	0	0	0	0	1.1.1.3.	
Hypogymnia subobscura (Vain.) Poelt	0	0	0	0	1.3.2.2.	
Cetraria nigricans Nyl.	0	0	0	0	1.3.2.1.	
Arctocetraria nigricascens (Nyl.) Kärnefelt et Thell	0	0	0	0	1.3.2.1.	
Parmelia omphalodes (L.) Ach.	0	0	0	0	1.3.2.1.	
Thamnolia vermicularis Schaer. var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.	0	0	0	0	3.1.5.	
Cladonia pyxidata (L.) Hoffm.	0	0	0	0	2.1.1.	
Cetraria aculeata (Schreb.) Fr.	0	0	0	0	3.1.3.1.	
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef.	0	0	—	0	3.1.3.2.	0.25
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	0	0	—	0	3.1.3.2.	
A. ochroleuca (Hoffm.) A. Massal.	0	0	—	0	3.1.3.2.	
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	0	0	—	0	3.1.3.2.	
Biatora vernalis (L.) Fr.	0	1	0	0	1.1.1.3.	
Lopadium pezizoideum (Ach.) Körb.	0	1	0	0	1.1.1.3.	
Asahinea chrysantha (Tuck.) C. F. Culb. et W. L. Culb.	0	0	1	0	1.3.2.5.	
Cetraria nivalis (L.) Ach.	0	0	1	0	1.3.2.5.	
Solorina crocea (L.) Ach.	0	1	0	0	1.3.2.3. 1.3.2.4.	
Peltigera rufescens (Weiss) Humb.	0	1	0	0	1.3.2.4.	
P. malacea (Ach.) Funck.	0	1	0	1	1.3.2.4.	0.35
Ochrolechia inaequatula (Nyl.) Zahlbr.	0	—	—	0	1.1.1.3.	
Mycobilimbia hypnorum (Lib.) Kalb et Hafellner	0	1	0	1	1.1.1.3.	
Baeomyces carneus Flörke	0	1	0	1	1.1.1.3.	
B. placophyllus Ach.	0	1	0	1	1.1.4.2.	
Psoroma hypnorum (Vahl) Gray	1	1	0	0	1.1.3.	
Ochrolechia androgyna (Hoffm.) Arnold	—	0	1	0	1.1.1.3.	
Stereocaulon subcoralloides (Nyl.) Nyl.	1	1	0	0	3.1.4.	
Cladonia stellaris (Opiz) Pouzar et Vězda	1	0	1	0	3.1.4.	
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	1	0	1	0	3.1.5.	
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	—	0	—	0	3.1.5.	
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	—	0	—	0	3.1.2.2.	
C. odontella (Ach.) Ach.	—	0	—	0	3.1.2.2.	0.43
C. laevigata Rassad.	—	1	1	0	3.1.2.2.	
Peltigera venosa (L.) Hoffm.	1	1	0	1	3.1.2.3.	
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot. subsp. *mitis* (Sandst.) Ruoss	1	0	—	—	3.1.4.	
Stereocaulon paschale (L.) Hoffm.	1	1	0	—	3.1.4.	
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	1	1	0	—	3.1.4.	
S. alpinum Laurer	—	—	0	—	3.1.4.	
Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain.	—	—	—	0	3.1.4.	

Виды	Факторы				Жизненная форма	ED
	А	Б	В	Г		
Sphaerophorus fragilis (L.) Pers.	1	1	1	—	3.1.4.	0.50
Tuckermannopsis inermis (Nyl.) Kärnefelt	1	1	1	1	3.1.2.2.	
Cladonia arbuscula (Wallr.) Flot.	—	—	—	—	3.1.4.	
C. rangiferina (L.) Weber	—	—	—	—	3.1.4.	
C. amaurocraea (Flörke) Schaer.	—	—	—	—	3.1.4.	
C. crispata (Ach.) Flot.	—	—	—	—	3.1.4.	
C. gracilis (L.) Willd. subsp. *elongata* (Wulfen) Vain	—	—	—	—	3.1.4.	
C. uncialis (L.) Weber	—	—	—	—	3.1.4.	
C. coccifera (L.) Willd.	—	—	—	—	2.1.1. 2.1.2.	
Cetraria islandica (L.) Ach.	—	—	—	—	3.1.2.2. 3.1.2.1.	
Pertusaria geminipara (Th. Fr.) C. Knight	—	—	—	—	1.1.1.3.	
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge	—	1	—	—	1.1.2. 1.1.1.3.	
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	1	1	1	—	1.3.1.	
Stereocaulon rivulorum H. Magn.	1	2	0	—	3.1.4.	0.56
Peltigera didactyla (Wirth.) J. R. Laundon	1	2	0	0	1.3.2.3.	0.61
Nephroma expallidum (Nyl.) Nyl.	1	2	0	—	1.3.1. 1.3.2.3.	
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	1	2	0	—	1.3.1. 1.3.2.3.	
Pannaria pezizoides (Weber) Trevis.	1	2	0	1	1.1.3.	
Peltigera polydactyla (Neck.) Hoffm.	1	2	—	—	1.3.1.	0.66
Cladonia squamosa Hoffm.	2	1	—	1	2.1.2.	
C. gracilis (L.) Willd.	2	1	1	—	2.1.2.	
C. chlorophaea (Flörke) Spreng.	1	2	—	—	2.1.2.	
C. subulata (L.) Weber	1	1	—	2	2.1.2.	
Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.	1	2	0	2	3.1.1.	0.75
Cladonia scabriuscula (Delise) Nyl.	2	1	2	1	2.1.2.	0.79
C. sulphurina (Michx.) Fr.	2	1	2	1	2.1.2.	
Nephroma arcticum (L.) Torss.	2	2	—	—	1.3.1.	
Peltigera canina (L.) Willd.	2	2	1	—	1.3.1.	
P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln.	2	2	1	1	1.3.1.	
P. scabrosa Th. Fr.	2	2	—	—	1.3.1.	
Cladonia macroceras (Delise) Hav.	2	2	—	—	2.1.2.	
C. fimbriata (L.) Fr.	2	1	2	—	2.1.2.	
C. pleurota (Flörke) Schaer.	2	1	2	—	2.1.2.	
C. phyllophora Hoffm.	1	2	—	2	2.1.2.	
Arctocetraria andrejevii (Oxner) Kärnefelt et Thell	2	2	—	—	3.1.2.1.	
Cetrariella delisei (Bory) Kärnefelt et Thell	2	2	—	—	3.1.2.1.	0.90
C. fastigiata (Delise) Kärnefelt et Thell	2	2	2	—	3.1.2.1.	
Cladonia bellidiflora (Ach.) Schaer.	2	2	2	—	2.1.2.	
C. carneola (Fr.) Fr.	1	2	2	2	2.1.2.	
C. cyanipes (Sommerf.) Nyl.	2	1	2	2	2.1.2.	
C. coniocraea (Flörke) Spreng.	2	1	2	2	2.1.2.	
C. stricta (Nyl.) Nyl.	2	2	—	2	2.1.2.	

Виды	Факторы				Жизненная форма	ED
	А	Б	В	Г		
Cladonia cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti	2	2	2	2	2.1.2.	1.00
C. macilenta Hoffm.	2	2	2	2	2.1.2.	
C. cenotea (Ach.) Schaer.	2	2	2	2	2.1.2.	
C. cornuta (L.) Hoffm.	2	2	2	2	2.1.2.	
C. deformis (L.) Hoffm.	2	2	2	2	2.1.2.	
C. ectocyna Leight.	2	2	2	2	2.1.2.	
Icmadophila ericetorum (L.) Zahlbr.	2	2	2	2	1.1.1.3.	

Примечание. **Экологические факторы**: А — влажность; Б — глубина снежного покрова; В — толщина опада с торфяным слоем; Г — ветрообдуваемость. ED — пронормированное расстояние от начала координат до местоположения вида в пространстве экологических факторов. **Жизненные формы**. Накипные: 1.1.1.3. — зернисто-бородавчатые; 1.1.2. — ложнокустистые; 1.1.3. — чешуйчатые; 1.1.4.2. — диморфные чешуйчато-лопастные. Листоватые: 1.3.1. — широколопастные; 1.3.2.1. — розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные; 1.3.2.2. — розетковидные вздутолопастные неризоидальные; 1.3.2.3. — ракушковидно-вогнутые; 1.3.2.4. — рассеченнокурчаволопастные; 1.3.2.5. — ямчато-морщинистые. Бородавчато- или чешуйчато-кустистые: 2.1.1. — с преобладанием плагиотропной части слоевища; 2.1.2. — с преобладанием ортотропной части слоевища. Кустистые: 3.1.1. — выростовидные; плосколопастные: 3.1.2.1. — расширеннолопастные, 3.1.2.2. — суженнолопастные; 3.1.3.1. — угловатолопастные прямостоячие; 3.1.3.2. — нитевидные гемипростратные; 3.1.4. — кустисторазветвленные; 3.1.5. — вздутослоевищные.

где A_i — количественное значение вида A по i-му фактору, N — общее число экологических факторов. Рассчитанные таким образом радиусы были затем пронормированы.

Для того чтобы включить в ряд виды, индифферентные к изменениям каких-либо факторов, им при расчете по этим факторам присваивался балл 1.

При приближении к началам координат в данном пространстве экологических факторов уменьшаются количество влаги, толщина снежного покрова, толщина подстилки с торфяным горизонтом, увеличивается обдуваемость ветрами, т. е. условия становятся более суровыми. Таким образом, можно считать, что длина радиуса служит критерием для оценки общей суровости условий местообитания вида (за исключением лишайников, индифферентных к изменениям каких-либо факторов).

Следует иметь в виду, что полученные распределения лишайников по экологическим факторам не являются абсолютно точными в силу того, что различные комбинации одних факторов могут изменять реакцию видов на другие факторы. Кроме того, ценотические взаимоотношения растений, не рассматриваемые в данной работе, могут в некоторых случаях вносить свои коррективы.

Теперь, используя полученный ряд, можно проанализировать распределение жизненных форм лишайников как по самому ряду, так и по градациям конкретных экологических факторов. Так, из 15 представленных в табл. 1 накипных лишайников 11 расположены в первой трети ряда, т. е., как это обычно и принято считать, лишайники класса накипных жизненных форм характерны в основном для экотопов с наиболее экстремальными условиями среды.

Из 23 лишайников класса бородавчато- или чешуйчато-кустистых 21 имеет жизненную форму с преобладанием ортотропной части слоевища. Все они расположены в последней трети ряда, т. е. для них характерны влажные, закрытые от ветра местообитания с развитым торфяным слоем и значительным снегонакоплением. Жизненная же форма бородавчато- или чешуйчато-кустистых с преобладанием плагиотропной части слоевища, напротив, характерна для более суровых местообитаний (табл. 1), причем не только сухих, но и влажных холодных (например, рядом со снежниками). Некоторые лишайники (например, *Cladonia coccifera*) благодаря способности образовывать обе упомянутые жизненные формы становятся чрезвычайно экологически пластичными и могут поселяться в различных местообитаниях.

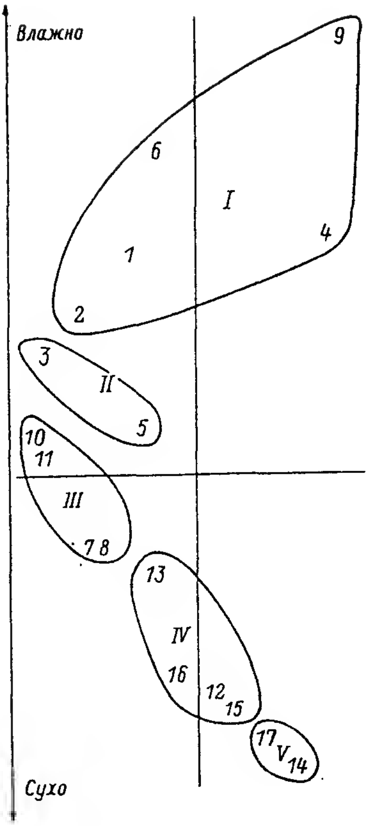


Рис. 1. Ординация листоватых лишайников методом анализа главных компонент.

I — широколопастные, *II* — рассеченнокурчаволопастные, *III* — ракушковидно-вогнутые, *IV* — розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные и вздутолопастные неризоидальные, *V* — ямчато-морщинистые. Виды: *1* — *Peltigera canina*, *2* — *P. leucophlebia*, *3* — *P. malacea*, *4* — *P. polydactyla*, *5* — *P. rufescens*, *6* — *P. scabrosa*, *7* — *P. didactyla*, *8* — *Solorina crocea*, *9* — *Nephroma arcticum*, *10* — *N. expallidum*, *11* — *Lobaria linita*, *12* — *Hypogymnia subobscura*, *13* — *Parmelia omphalodes*, *14* — *Asahinea chrysantha*, *15* — *Cetraria nigricans*, *16* — *Arctocetraria nigricascens*, *17* — *Cetraria nivalis*.

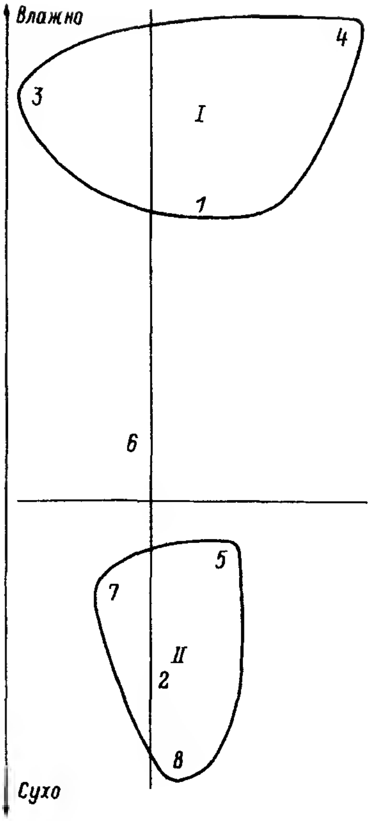


Рис. 2. Ординация кустистых плосколопастных лишайников методом анализа главных компонент.

I — расширеннолопастные, *II* — суженнолопастные. Виды: *1* — *Cetraria andrejevii*, *2* — *C. cucullata*, *3* — *C. delisei*, *4* — *C. fastigiata*, *5* — *C. inermis*, *6* — *C. islandica*, *7* — *C. laevigata*, *8* — *C. odontella*.

При рассмотрении распределения жизненных форм листоватых и кустистых лишайников по представленному в табл. 1 экологическому ряду выявлена одна интересная тенденция: при нарастании суровости факторов окружающей среды (особенно сухости) увеличивается разветвленность, или рассеченность, талломов либо образуется ребристо-ямчатая структура поверхности. Проверка данного наблюдения методом анализа главных компонент (Андреев, 1980) показала, что по градиенту влажность—сухость жизненные формы листоватых лишайников выстраиваются в следующий ряд: широколопастные—рассеченнокурчаволопастные—ракушковидно-вогнутые—розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные, розетковидные вздутолопастные неризоидальные—ямчато-морщинистые (рис. 1). В классе кустистых жизненных форм по этому градиенту наблюдаются также ряды: плосколопастные расширеннолопастные—суженнолопастные (рис. 2); палочковидные—кустисторазветвленные—вздутослоевищные—нитевидно- и угловатолопастные (последний ряд при анализе методом главных компонент несколько «расплывается» вследствие экологической пластичности многих видов). Экстраполируя работу D. Larson и K. Kershaw (1976), в которой они проводили измерения веса и площади поверхности некоторых тундровых лишайников, можно сказать, что у большей части тундровых лишайников с увеличением степени разветвленности таллома увеличивается площадь поверхности по отношению к весу слоевища, т. е. с нарастанием суровости (особенно сухости) окружающей среды лишайники «стремятся» увеличить контакт таллома с воздушной средой.

Чтобы объяснить данный факт, необходимо обратиться к экологической физиологии лишайников. Они в отличие от высших растений не имеют специальных активных органов и механизмов для добывания воды (корни) и для предотвращения ее избыточного испарения (устьица). Лишайники получают воду из разных источников — дождя, росы, воздуха и т. д. (Голубкова, 1977). Наиболее быстро они поглощают капельно-жидкую воду (Блюм, 1965а), но в сухих местах особо важной становится способность лишайников впитывать водяной пар (Игумнова, Шамурин, 1965; Шапиро, 1991). Несмотря на то что лишайники по способности поглощать воду в парообразном состоянии значительно превосходят высшие растения, этот процесс протекает в сотни и тысячи раз медленнее, чем впитывание капельно-жидкой влаги (Блюм, 1965б). Поэтому в местах с почти постоянно сухой поверхностью субстрата (на бровках водораздельных увалов, песчаных раздувах и т. д.) лишайники способны к активному фотосинтезу лишь в те интервалы времени, когда воздух достаточно влажный. Чтобы более активно использовать эти часы и увеличить количество производимых в единицу времени продуктов фотосинтеза, приходящихся на единицу массы микобионта, необходимо увеличить значение отношения площади фотосинтезирующей поверхности к объему таллома, что и достигается лишайниками посредством увеличения разветвленности слоевища, развития ребристо-ямчатой поверхности (как у умбиликатных и ямчато-морщинистых лишайников), уменьшения относительной толщины талломов или образования внутренней полости. Подобная оптимизация использования лишайниками солнечной энергии оказывает решающее влияние на эволюцию их жизненных форм (Голубкова, 1993; Котлов, 1995). Кроме того, сильно разветвленные лишайники формируют подушки, внутри которых образуется особый микроклимат, и тем самым уменьшают испарение со своей поверхности (Kershaw, Rouse, 1971; Larson, Kershaw, 1976).

О. Б. Блюм (1965а,б, 1971 и др.) в своих работах пришел к заключению, что ксеротическая адаптация лишайников является сложной молекулярно-биологической проблемой. Из всего сказанного выше следует, что роль морфологической адаптации в приспособлении лишайников к сухим условиям также велика.

При анализе листоватых и кустистых форм эпифитных лишайников установлено, что среди них листоватые розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные значительно преобладают над другими жизненными формами как по количеству видов, так и по обилию в синузиях. Эта жизненная форма характерна также и для напочвенных лишайников, встречающихся в самых суровых условиях обитания (на табл. 1 радиус 0). Но эпифитные розетковидные рассеченнолопастные ризоидальные лишайники растут на кустарниках, занимающих более или менее влажные экотопы. Л. Г. Бязров (1978) отмечает, что содержание воды в слоевищах эпифитных лишайников ниже, чем в напочвенных. Так как кора — довольно сухой субстрат и растущие на ней лишайники практически лишены возможности насыщаться влагой почвенных испарений, а также сильнее иссушаются ветром, набор параметров экологических факторов для местообитаний тундровых напочвенных и эпифитных листоватых розетковидных рассеченнолопастных ризоидальных лишайников можно считать довольно сходным. То же самое можно сказать и о других листоватых и кустистых жизненных формах, одновременно встречающихся на почве и на коре (например, розетковидные вздутолопастные неризоидальные; кустистые угловатолопастные прямостоячие; нитевидные; плосколопастные суженнолопастные). Следовательно, можно констатировать, что жизненные формы тундровых эпифитных и напочвенных лишайников

ТАБЛИЦА 2

Спектры жизненных форм эпифитных и напочвенных лишайников

Жизненные формы	Лишайники			
	напочвенные, ED (табл. 1)			эпифитные
	0.75—1.00	0.4—0.66	0—0.35	
2.1.2.	15	5		
1.3.1.	4	4		
3.1.2.	3	1		
3.1.1.	1			
3.1.4.		13		
1.3.2.3.		4	1	
2.1.1.		1	1	
3.1.2.2.		3	2	2
1.3.2.1.			3	8
1.3.2.2.			1	1
3.1.3.1.			1	1
3.1.3.2.			4	1
1.3.2.4.			3	
1.3.2.5.			2	
3.1.5.			3	
1.3.2.6.				2
3.1.3.3.				2

Примечание. **Жизненные формы:** 1.3.2.6. — листоватые мелкоокруглолопастные; 3.1.3.3. — кустистые нитевидные повисающие. Остальные жизненные формы см. в табл. 1.

суровых (прежде всего сухих) местообитаний сходны, это также подтверждается сравнением их спектров (табл. 2).

Таким образом, результаты проведенных работ позволяют сделать следующие выводы.

1. У кустистых и листоватых лишайников в суровых (прежде всего сухих) местообитаниях появляется тенденция к образованию более узких и рассеченных лопастей, развитию ребристо-ямчатой структуры поверхности и других морфологических преобразований, приводящих к увеличению площади фотосинтезирующей поверхности по отношению к весу слоевищ, что способствует лучшей приспособленности к существованию в экстремальных условиях окружающей среды.

2. Выявлено сходство жизненных форм тундровых эпифитных лишайников с таковыми напочвенных лишайников, растущих в сухих, открытых действию ветров местообитаниях без снегонакопления.

3. Используемая в работе система жизненных форм отражает основные экологические закономерности связи лишайников субарктических тундр п-ова Ямал с факторами окружающей среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев В. А. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 142 с.

Блюм О. Б. Швидкисть вітрачання водного запасу в кущистих та листуватых лишайників мезо- та ксеротичних міцевиростань // Укр. бот. журн. 1965а. Т. 22. № 1. С. 26—33.

Блюм О. Б. Водный режим мезо- и ксеротических групп лишайников как индикатор их экологических особенностей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1965б. 22 с.

Блюм О. Б. О ксеротизме лишайников // Матер. I Конф. по споровым растениям Украины. Киев, 1971. С. 268—269.

Бязров Л. Г. О водном режиме лишайников горной степи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 119—123.

Голубкова Н. С. Отношение лишайников к субстрату и другим факторам внешней среды // Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 426—431.

Голубкова Н. С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // Нов. сист. низш. раст. 1993. Т. 29. С. 84—104.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.—Л., 1935. 142 с.

Игумнова З. С., Шамурин В. Ф. Водный режим лишайников и мхов в тундровых сообществах // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 702—709.

Котлов Ю. В. О моделировании эволюции основных жизненных форм лишайников // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 3. С. 26—30.

Пристяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. I. Система жизненных форм // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 3. С. 34—42.

Справочник по климату СССР. Омск, 1972. Вып. 17. Ч. 1. 347 с.; Ч. 2. 518 с.

Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 301 с.

Шапиро И. А. Загадки растения-сфинкса. Л., 1991. 80 с.

Kershaw K. A., Rouse W. R. Studies on lichen-dominated systems. I. The watter relation of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. N 8. P. 1389—1399.

Larson D. W., Kershaw K. A. Studies of lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichen // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 17. P. 2061—2073.

Центральный сибирский
ботанический сад РАН
Новосибирск

Получено 15 VI 1995

SUMMARY

The general patterns of relationships between the lichen life-forms and various environmental factors were considered using lichens of the Sabayaha River middle reaches as an example. On the basis of 70 geobotanical descriptions, the ordination of 86 most common lichen species for the studied region was carried out according to several factors: humidity, ground litter and peat layer thickness, depth of the snow tended to increase as the environmental conditions have deteriorated. The influence of this phenomenon on the adaptability of lichens is discussed. The similarity of the life-forms of the tundra epiphytic lichens and ground lichens growing in extreme (dry, in the first place) environments is as certained.

УДК 581.82 : 582.736

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© **И. В. Сеферова, Л. П. Подольная**

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CICER* (*FABACEAE*)

I. V. SEFEROVA, L. P. PODOLNAYA. THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE SEED'S COAT OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CICER* (*FABACEAE*)

Изучено анатомическое строение семенной кожуры 6 дикорастущих видов рода *Cicer* (*C. ehinospermum*, *C. judaicum*, *C. microphyllum*, *C. flexuosum*, *C. pungens* и *C. macracanthum*) и 3 образцов *C. arietinum*, различающихся по форме и окраске семян. По признакам семенной кожуры выявлены различия между подродами рода *Cicer*; проведено сравнение рода *Cicer* и систематически близких родов.

Систематические взаимоотношения видов и надвидовых таксонов в роде *Cicer* L., а также его связи с близкими родами не до конца выяснены, что вызывает необходимость привлечения ранее не изученных признаков. Информация об анатомическом строении семенной кожуры часто оказывается полезной при изучении систематических взаимоотношений видов и родов бобовых растений (Corner, 1976; Пономаренко, 1985). Имеющиеся в литературе сведения по анатомическому строению семенной кожуры видов рода *Cicer* ограничены изображениями ее срезов для отдельных образцов культурного нута (Kondo, 1913; Cubero, 1987) и кратким словесным описанием для всего рода *Cicer* (Ворончихин, 1992).

ТАБЛИЦА 1

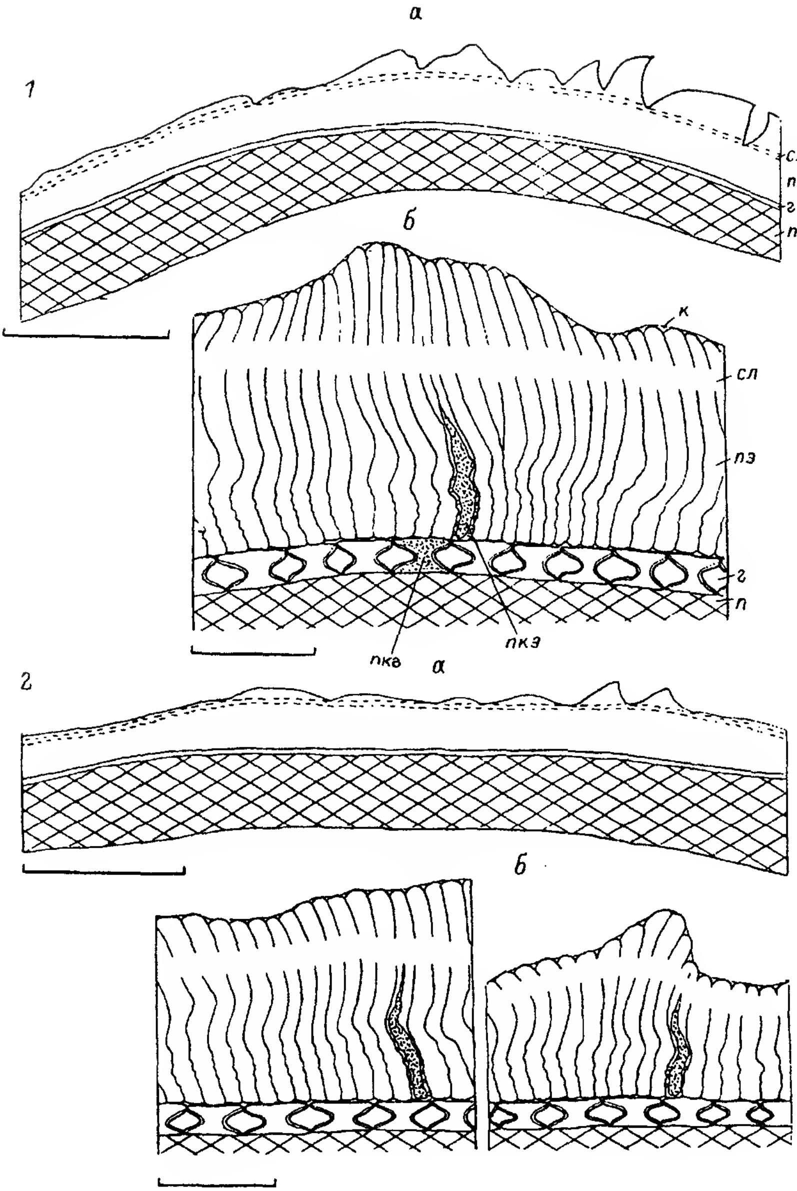
Происхождение и морфологическая характеристика семян изученных образцов рода *Cicer*

Виды, образцы	Происхождение, репродукция	Длина семян, мм	Морфологическая характеристика	
			семян	семенной кожуры
C. arietinum, к-695	Эфиопия Репр.: Дагестанская оп. ст. ВИР	7	Шаровидные	Коричневая, гладкая
C. arietinum, к-2015	Индия Репр.: Дагестанская оп. ст. ВИР	8	Округлые	Белая, морщинистая, шероховатая
C. arietinum, к-343	То же	9	Угловатые	Коричневая, густошиповатая
C. judaicum	Сирия Репр.: Дагестанская оп. ст. ВИР	4	Широкоугловатые	Светло-коричневая, крупноморщинисто-шиповатая
C. echinospermum	Турция Репр.: Израиль	9	Угловатые	Темно-коричневая, крупношиповатая
C. microphyllum	Таджикистан, Памир	5	»	Коричневато-серая, шероховатая, мелковолнистая
C. flexuosum	Узбекистан, Туркестанский хр.	6	»	Буровато-коричневая шероховатая, ямчатая
C. macracanthum	Таджикистан, Памир	4	»	Темно-серая, волнистая, шероховатая
C. pungens	Таджикистан, Туркестанский хр.	5	Удлиненно-округлые	Коричневато-серая, волнистая, шероховатая

ТАБЛИЦА 2

Признаки эпидермы семенной кожуры некоторых видов рода *Cicer*

Виды, образцы	Толщина эпидермы, мкм		Ширина клеток эпидермы, мкм	Число клеток эпидермы на 1 клетку гиподермы
	в шипиках и гребнях	между шипиками и гребнями		
C. arietinum, к-695	104—175	62—112	11.82±0.37	3.05±0.66
C. arietinum, к-2015	117—171	71—100	11.98±1.04	3.06±0.56
C. arietinum, к-343	208—300	83—104	10.58±1.40	3.50±0.69
C. judaicum	175—192	108—129	9.18±0.78	3.62±0.44
C. echinospermum	554—571	83—125	10.47±0.76	3.82±0.54
C. microphyllum	146—237	96—112	7.88±0.65	4.80±0.99
C. flexuosum	167—239	129—150	7.87±0.56	6.20±0.88
C. macracanthum	125—133	87—104	7.70±0.44	3.20±0.56
C. pungens	133—158	104—125	6.40±0.29	4.83±0.69

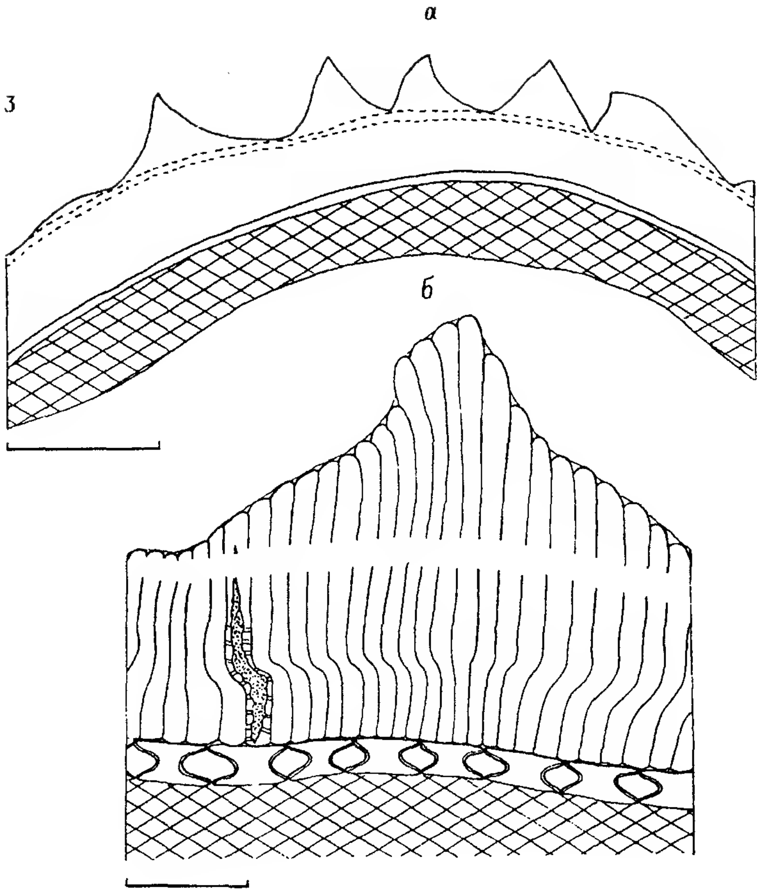


Анатомическое строение семенной кожуры видов рода *Cicer*.

1 — *C. arietinum*, к-2015; *2* — *C. arietinum*, к-695; *3* — *C. arietinum*, к-343; *4* — *C. judaicum*; *5* — *C. echinospermum*; *6* — *C. microphyllum*; *7* — *C. flexuosum*; *8* — *C. macracanthum*; *9* — *C. pungens*. *а* — строение семенной кожуры, схема; *б* — строение палисадной эпидермы и гиподермы. *г* — гиподерма, *к* — кутикула, *п* — паренхима, *пкг* — полость клетки гиподермы, *пкэ* — полость клетки эпидермы, *пэ* — палисадная эпидерма, *сл* — светлая линия. Масштабная линейка: *а* — 10; *б* — 50 мкм.

Материал и методика

Изучена спермодерма 3 образцов *C. arietinum* L. и по 1 образцу 6 дикорастущих видов. Изученные виды относятся к 2 подродам рода *Cicer* (Maesen, 1972; Сефёрова, 1995). Однолетние виды (*C. arietinum*, *C. echinospermum* P. Davis и *C. judaicum* Boiss.) входят в ряд *Arietina* Linz. ex Seferova, относящийся к секции *Cicer*

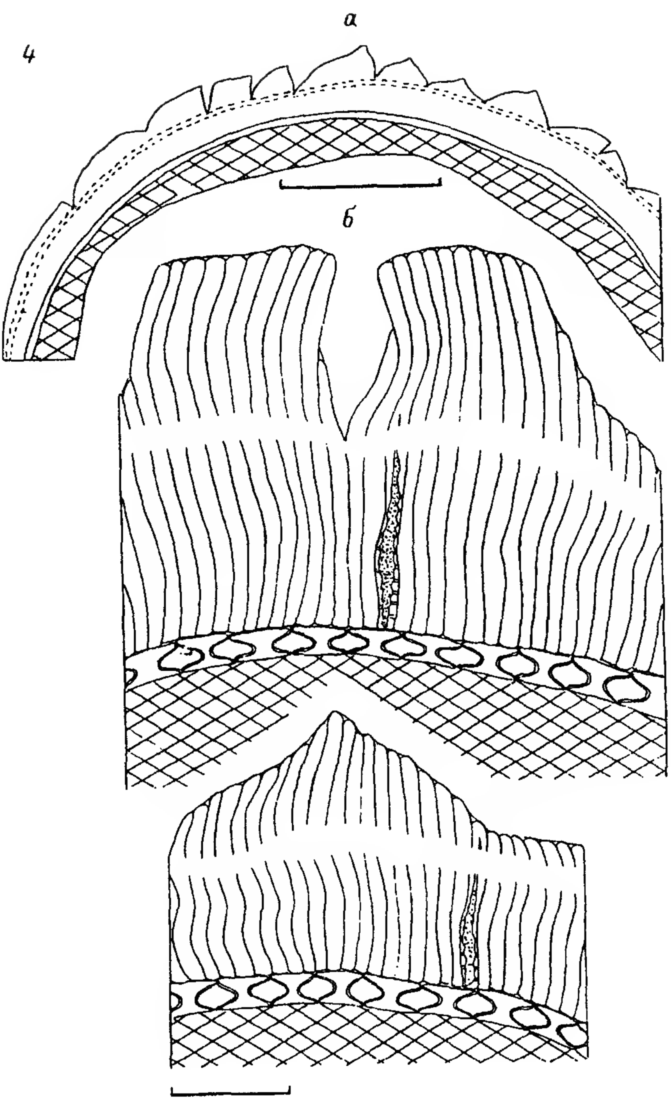


Продолжение рисунка.

(=*Monocicer* M. Pop.) подрода *Cicer* (=*Pseudononis* M. Pop.). Многолетние виды относятся к подроду *Viciastrum* M. Pop., а в его составе — к 2 разным секциям: *C. microphyllum* Royle и *C. flexuosum* Lipsky — к секции *Polycicer* M. Pop., а *C. pungens* Boiss. и *C. macracanthum* M. Pop. — к секции *Tragacanthoides* Jaub. et Spach. (=*Acanthocicer* M. Pop.). Семена были получены из коллекции Всероссийского института растениеводства (ВИР) им. Н. И. Вавилова. Происхождение семян указано в табл. 1.

Для изготовления срезов зрелые сухие семена замачивали в воде до набухания и фиксировали в 70 %-м спирте (Прозина, 1960). Срезы делали с 6 семян каждого образца безопасной бритвой вручную в средней части латеральной стороны семени перпендикулярно ее продольной оси и заключали в глицерин. На каждом срезе проводили ,по пять замеров ширины клеток эпидермы, числа клеток эпидермы, приходящихся на 1 клетку гиподермы, а также определяли крайние (минимальные и максимальные) значения толщины эпидермы в гребнях и шипиках и между ними. Для первых двух показателей в табл. 2 приведены средние значения, рассчитанные по всем замерам, а для двух последних — крайние значения, выявленные по всем срезам.

Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4 при увеличении 7×10 и 7×40.

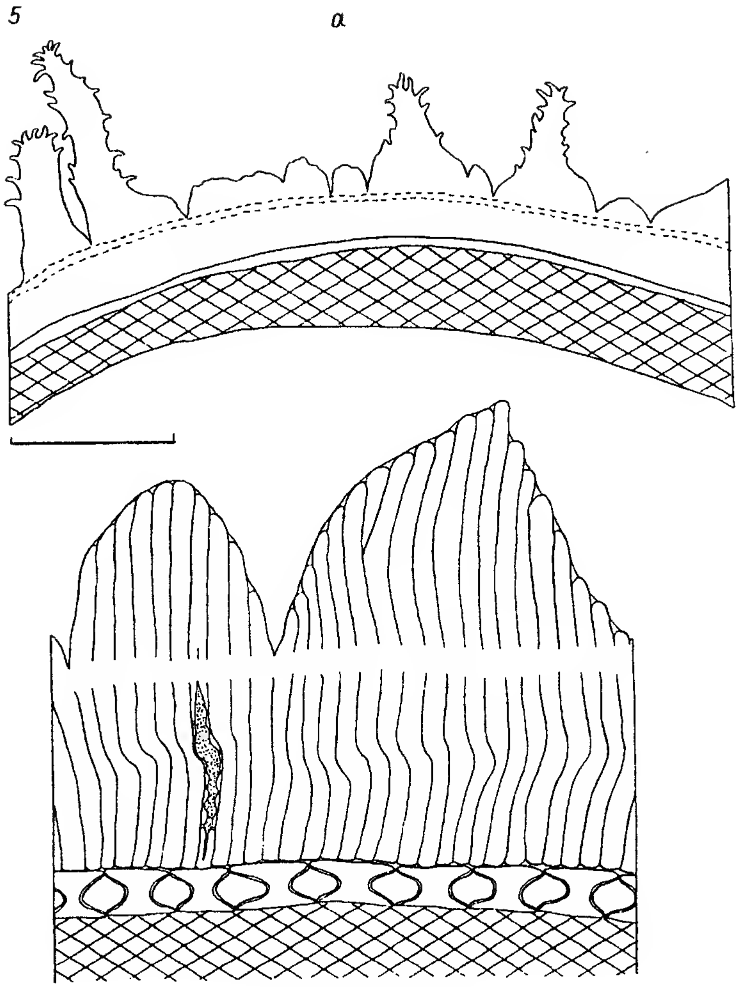


Продолжение рисунка.

Результаты и их обсуждение

У изученных семян (табл. 1, 2; см. рисунок, *1—9*) наружная эпидерма в виде палисады состоит из 1 слоя клеток разной длины и покрыта тонкой кутикулой. Разная высота клеток эпидермы обусловливает наличие на поверхности спермодермы бугорков, шипиков или гребней, каждый из которых сложен большим количеством клеток. Светлая линия слабо колеблется, в низких клетках она почти примыкает к их верхним периклинальным стенкам. Клетки эпидермы от гиподермы до светлой линии чаще всего расположены слегка наклонно и имеют один или два изгиба. Клеточные стенки пронизаны крупными порами.

Полость клеток эпидермы в их нижней части расширена, а выше светлой линии сужается в тонкий центральный канал. У окрашенных семян содержимое клеток в нижней расширенной части включает в себя пигменты.



Продолжение рисунка.

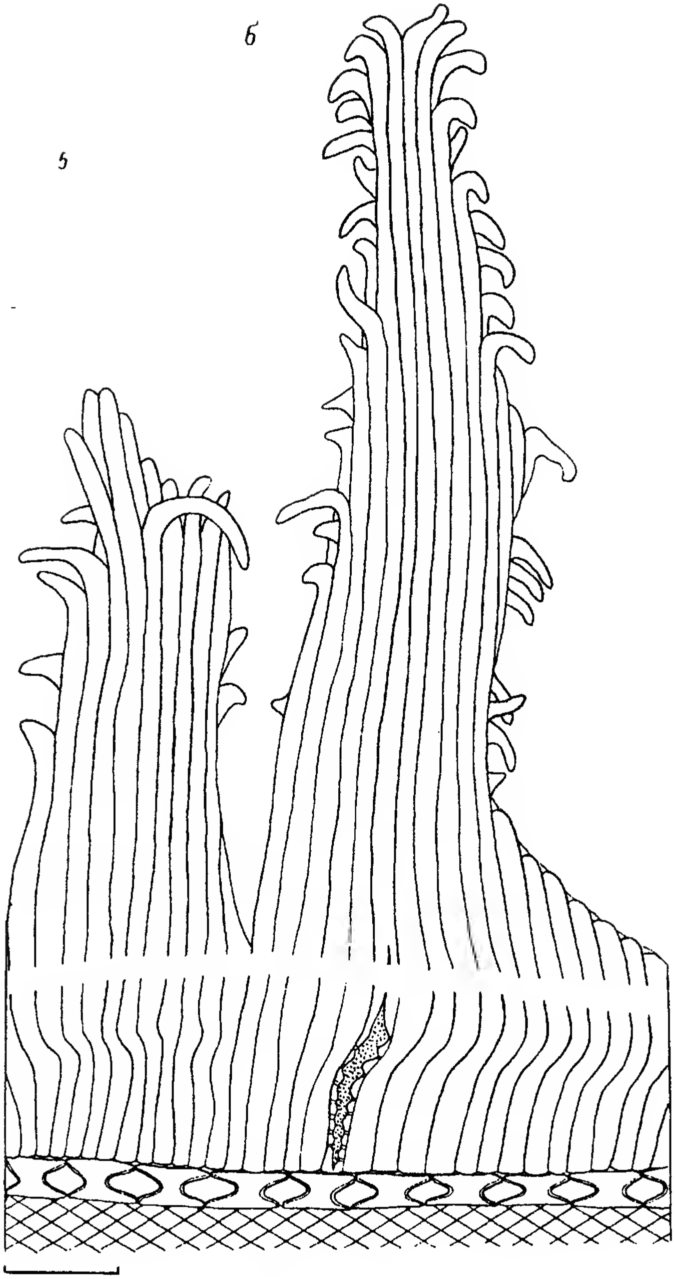
Клетки гиподермы катушковидные, тонкостенные. По ширине 1 клетка гиподермы приходится на 3—8 клеток эпидермы. Паренхима состоит из большого количества слоев тонкостенных смятых клеток. В слое паренхимы находятся развитые проводящие пучки.

Различия между видами и между образцами *C. arietinum* выявились в основном в строении эпидермы.

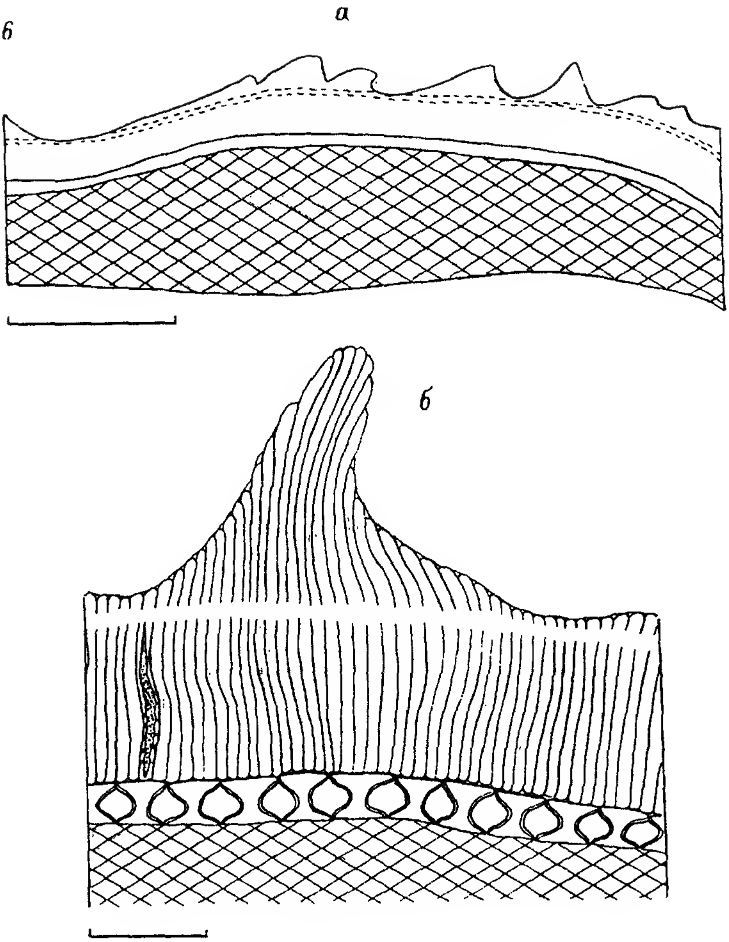
Для культурного нута *C. arietinum* характерен значительный полиморфизм по размеру, форме, окраске семян и структуре поверхности семенной кожуры (Сеферова, 1992). Для изучения были взяты образцы, различающиеся по этим признакам.

Поверхность спермодермы *C. arietinum* (см. рисунок, *1—3*) характеризуется вертикальными или слабо согнутыми шипиками, или продолговатыми гребнями. Светлая линия под большей частью шипиков немного приподнимается, реже проходит ровно.

У мелких (7 мм дл.), почти шаровидных коричневых, внешне гладких семян (образца к-2015) поверхность спермодермы плавноволнистая с редко расположенными шипиками и гребнями небольшой высоты (см. рисунок, *1*).



Продолжение рисунка.



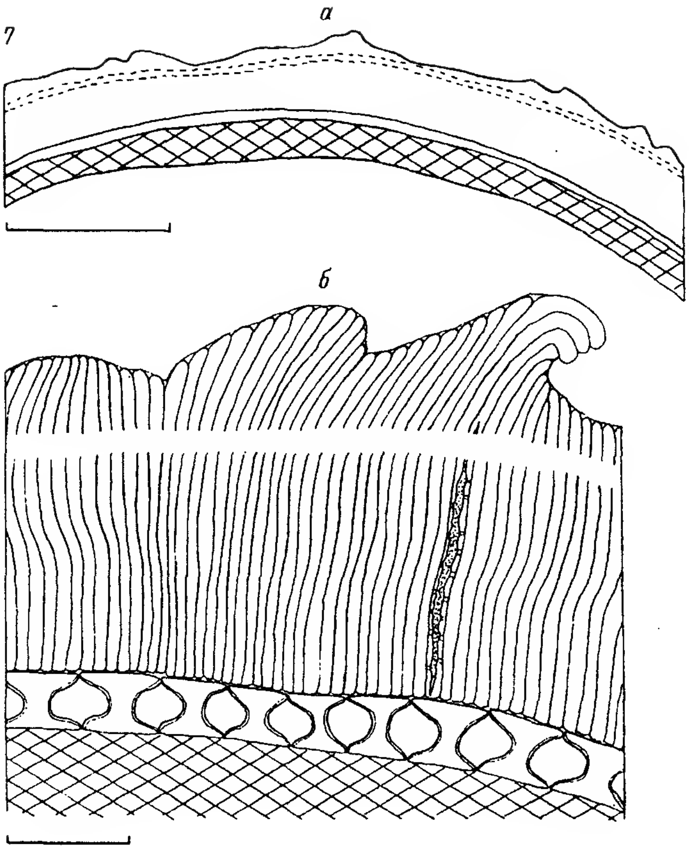
Продолжение рисунка.

Округлые белые шероховатые, среднего размера (8 мм дл.) семена образца к-695 имеют спермодерму, на которой чередуются участки с гребнями и шипиками средней высоты и плавноволнистые участки (см. рисунок, *2*).

Формы культурного нута со сплошь покрытой шипиками поверхностью спермодермы являются очень редкими. Из них нами изучен образец к-343 (см. рисунок, *3*) с угловатыми коричневыми семенами среднего размера (9 мм дл.). У него шипики спермодермы имеют максимальную для данного вида высоту и расположены почти без промежутков.

Семена *C. judaicum* (см. рисунок, *4*) не превышают 4 мм дл., имеют широкоугловатую форму, светло-коричневую окраску и морщинисто-шиповатую поверхность. Спермодерма несет бугорки и шипики, направленные перпендикулярно ее поверхности. Светлая линия под бугорками и шипиками немного плавно приподнимается.

Семена *C. echinospermum* (см. рисунок, *5*) достигают 9 мм дл., имеют угловатую форму, темно-коричневую окраску и явно выраженную шиповатость семенной кожуры. Спермодерма несет высокие шипики, направленные перпендикулярно ее поверхности. Наружные клетки шипиков на конце крючковидно отгибаются. Светлая линия ровная. Данный вид имеет наиболее высокие шипики из всех видов рода *Cicer*.



Продолжение рисунка.

Семена *C. microphyllum* (см. рисунок, *6*) около 5 мм дл., удлиненно-округлой формы. Шипики и продольные гребни на поверхности спермодермы плавно согнуты. Светлая линия ровная.

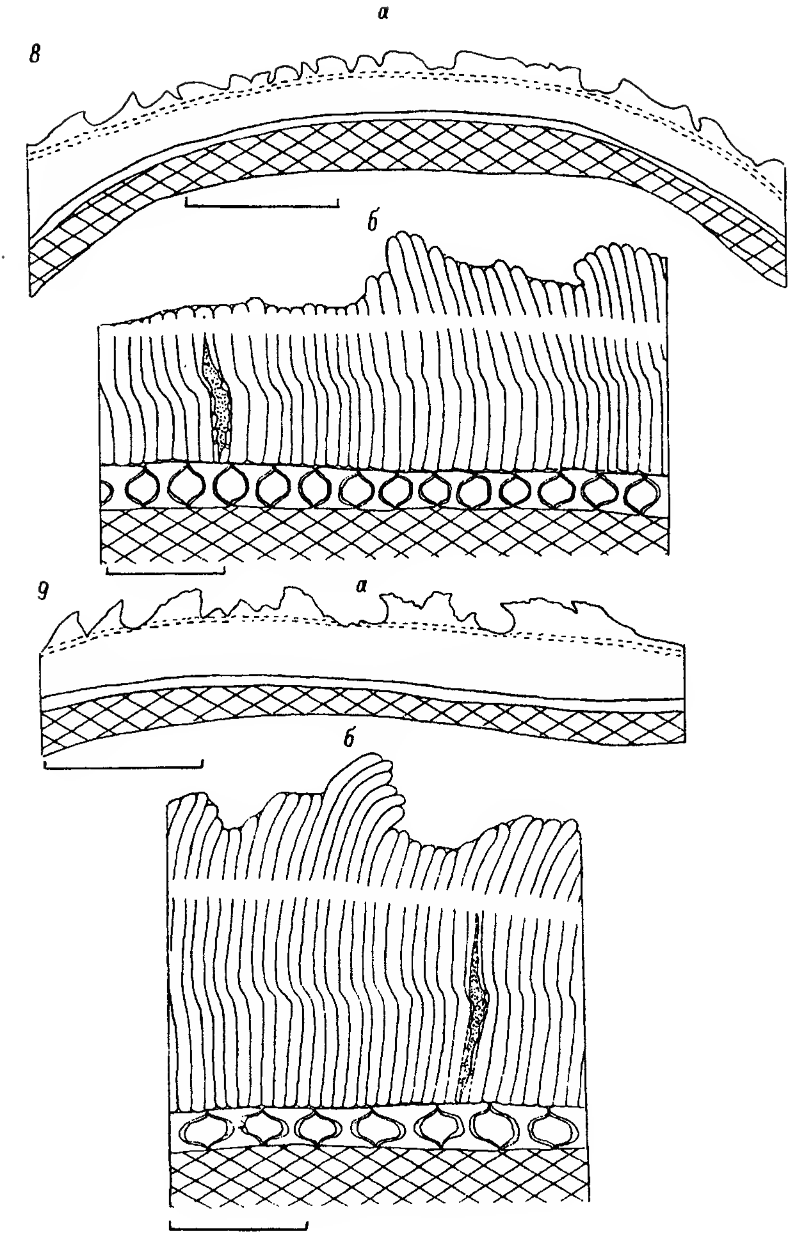
Семена *C. flexuosum* (см. рисунок, *7*) около 6 мм дл., удлиненно-округлой формы. Шипики и гребни на поверхности спермодермы согнуты. Светлая линия ровная.

Семена *C. macracanthum* (см. рисунок, *8*) удлиненно-округлые, до 4 мм дл. Шипики и гребни на поверхности спермодермы согнуты. Светлая линия ровная.

Семена *C. pungens* (см. рисунок, *9*) удлиненно-округлые, до 5 мм дл. Шипики и гребни спермодермы согнуты. Светлая линия ровная.

При анализе признаков анатомического строения семенной кожуры подтверждается естественность систематических подразделений рода *Cicer*. Изученные однолетние виды подрода *Cicer* отличаются от многолетних видов подрода *Viciastrum* в среднем более широкими клетками палисадной эпидермы. Шипики и гребни у однолетних видов в основном направлены перпендикулярно поверхности семенной кожуры, а у всех многолетних видов они согнуты.

У изученных дикорастущих однолетних видов (*C. echinospermum*, *C. judaicum*) спермодерма покрыта развитыми, плотно расположенными шипиками, бугорками и гребнями. Судя по фотографиям, полученным на СЭМ (Lersten, 1981), у других дикорастущих однолетних видов, также относящихся к подроду *Cicer* (*C. pinnatifidum* Jaub. et Spach, *C. bijugum* Rech. f., *C. reticulatum* G. Ladizinsky), спермодерма имеет аналогичное строение, что является подтверждением родства данных видов. Что



Продолжение рисунка.

касается культурного нута, относящегося к этому же подроду, то его семена у преобладающей части форм имеют более низкие и реже расположенные шипики, гребни и бугорки, чем семена дикорастущих однолетних видов. Изредка встречающиеся в Индии формы культурного нута с семенной кожурой, покрытой сравнительно крупными и плотно расположенными шипиками, являются как бы переходными между *C. arietinum* (с семенной кожурой обычного типа) и его дикорастущими родичами.

Возможно, шиповатая семенная кожура играет некоторую функциональную роль в расселении дикорастущих видов нута, так как шиповатые семена могут зацепляться за шерсть животных. Кроме того, развитые шипики и бугорки могут защищать семена от повреждения зерногрызущими насекомыми. Уменьшение шиповатости семян *C. arietinum* произошло в результате его окультуривания, поскольку гладкие семена, имеющие лучшие потребительские качества, закреплялись в процессе искусственного отбора.

Род *Cicer* является единственным родом трибы *Cicereae* Alef. и вместе с трибами *Vicieae* (Adans.) DC., *Trifolieae* (Bronn) Benth, *Galegeae* (Bronn) Torr. et Gray и рядом других триб принадлежит к так называемому галегоидному комплексу (Яковлев, 1991).

В родах *Ononis* L. (Gutterman, Heydecker, 1973), *Amoria* C. Presl. (Росков, 1990) и *Trigonella* L. (Подольная, 1991) трибы *Trifolieae* встречаются виды, имеющие многоклеточные бугорки на поверхности спермодермы, сложенные клетками эпидермы неравной длины. У некоторых видов рода *Medicago* L. (Подольная, 1991) наблюдалась и изогнутость клеток эпидермы.

В *Vicia* L. — самом крупном роде трибы *Vicieae* поверхность спермодермы у всех изученных видов не имеет многоклеточных выростов, а клетки эпидермы расположены вертикально (Редькина, 1971; Herbans, Auna, 1990; Ворончихин, 1991, 1992). Таким образом, по строению спермодермы *Vicia* не имеет большого сходства с *Cicer*. В другом роде трибы *Vicieae* — *Lathyrus* L. (Бурляева, Смекалова, 1988), напротив, имеются виды как с бугорчатой поверхностью семенной кожуры, так и с изгибом клеток палисадной эпидермы.

Триба *Galegeae* менее близка к трибе *Cicereae*, чем *Vicieae* и *Trifolieae*. Но и в ней у некоторых видов рода *Astragalus* L. встречаются бугорчатость спермодермы и плавный изгиб клеток палисадной эпидермы (Tarnavschi, Constantinescu, 1974).

Таким образом, триба *Cicereae*, образованная родом *Cicer*, по признакам спермодермы занимает естественное положение среди других триб галегоидного комплекса и выделяется только более явно выраженными шипиками. Наличия развитых проводящих пучков в паренхимном слое спермодермы, характерного для рода *Cicer*, не выявлено в других родах галегоидного союза; во всем семействе бобовых это является достаточно редким признаком. Наличие проводящих пучков в паренхиме трактуется как древний примитивный признак (Цингер, 1958) и, возможно, свидетельствует о большей близости рода *Cicer* (по сравнению с другими родами) к предковой форме галегоидного комплекса.

Работа поддержана фондом Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бурляева М. О., Смекалова Т. Н. Сравнительно-анатомическая характеристика семенной кожуры нутовидных чин // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1988. Т. 117. С. 94—105.

Ворончихин В. В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода *Vicia* // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1991. Вып. 160. С. 42—45.

Ворончихин В. В. Сравнительная анатомия и ультраструктура семян представителей некоторых родов семейства *Leguminosae* Juss.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.

Подольная Л. П. Анатомические особенности семян видов *Trigonella* L. и *Medicago* L. и их таксономическая значимость // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1991. Т. 139. С. 104—112.

Пономаренко С. Ф. Структурная эволюция семян бобоцветных (порядок *Fabales* Nakai): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1985. 38 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 207 с.

Редькина З. В. Морфолого-анатомические характеристики семян вики // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1971. Т. 44. Вып. 3. С. 83—107.

Росков Ю. Р. ревизия рода *Trifolium* L. s. l. во флорс СССР: Дис. ... канд биол. наук. Л., 1990. 261 с.

Сеферова И. В. Типы семян культурного нута (*Cicer arietinum* L.) и их географическое распространение // Бюл. ВИР. 1992. Вып. 223. С. 43—46.

Сеферова И. В. Конспект системы рода *Cicer* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 96—104.

Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., 1958. 287 с.

Яковлев Г. П. Бобовые Земного шара. Л., 1991. 144 с.

Corner E. J. H. The seed of dicotyledons. I. London, 1976. 311 p.

Cubero J. I. Morphology of chickpea // Ed. by M. C. Saxena, K. B. Singh. The Chickpea. ICARDA, 1987. P. 35—66.

Gutterman Y., Heydecker W. Effect of day length upon maturation of the seedcoat of *Ononis sicula* Guss. // Ann. Bot. London. 1973. N 37. P. 1049—1050.

Herbans K., Auna P. Structure, anatomy and spermoderm pattern of seed in some *Vicia* species (*Papilionoideae*) // Phytomorphology. 1990. Vol. 4. N 39. P. 363—370.

Kondo M. Der anatomische Beu ciniger auslan discher Hulsenfruchte, die jetzt viel inden Handel Kommen // Zeitschrift fur Lebensmittel—Untersuchung und Forschung. 1913. N 21. P. 1—56.

Lersten N. R. Seed Morphology and testa topography in *Cicer* (*Fabaceae*; *Faboideae*) // Syst. Bot. 1981. Vol. 3. N 6. P. 223—230.

Maesen L. J. G. van der. Cicer L., a monograph of the genus, with special reference to the Chikpea (*Cicer arietinum* L.), its ecology and cultivation // Mededelingen Landbouwhogeschool. Wageningen, 1972. Vol. 72. N 10. P. 1—342.

Tarnavschi I. T., Constantinescu M. Data of the structure of the seminal tegument at *Astragalus* // Acta botanica horti bucures tiensis. Bucuresti, 1974. P. 49—63.

Всероссийский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 20 VI 1995

SUMMARY

The anatomical structure of the seed coat of six wild species of *Cicer* (*C. echinospermum* P. Davis, *C. judaicum* Boiss., *C. multijugum* Maesen, *C. flexuosum* Lipsky, *C. pungens* Boiss. and *C. macracanthum* M. Pop.) and three samples of *C. arietinum* L. differing in the form and colour of the seeds, have been studied. The subgenera of this was shown to deffer in the seed coat characters. The comparison of *Cicer* with closely related genera in seed structure was made.

УДК 581.9 (571.513 + 571.17)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© Н. А. Некратова, Н. Ф. Некратов, А. Л. Эбель

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ. *ONOCLEACEAE—ORCHIDACEAE*

N. A. NEKRATOVA, N. F. NEKRATOV, A. L. EBEL. SYNOPSIS OF FLORA OF THE KUZNETSK ALATAU. *ONOCLEACEAE—ORCHIDACEAE*

В 1976—1992 гг. проведено флористическое изучение территории Кузнецкого Алатау в пределах Красноярского края и Кемеровской обл. Среди высших споровых, голосеменных и однодольных выявлено 347 видов сосудистых растений. Для каждого из них показано распространение на изученной территории по геоботаническим округам, приведены поясная и эколого-ценотическая характеристики, встречаемость и обилие в оптимальных эколого-ценотических условиях.

Несмотря на наличие ряда региональных флористических сводок (Крылов, 1927—1964; Черепнин, 1957—1967; Флора Красноярского края, 1964—1967, 1983; Флора Сибири, 1987—1994) и некоторых специальных исследований (Седельников, 1979),

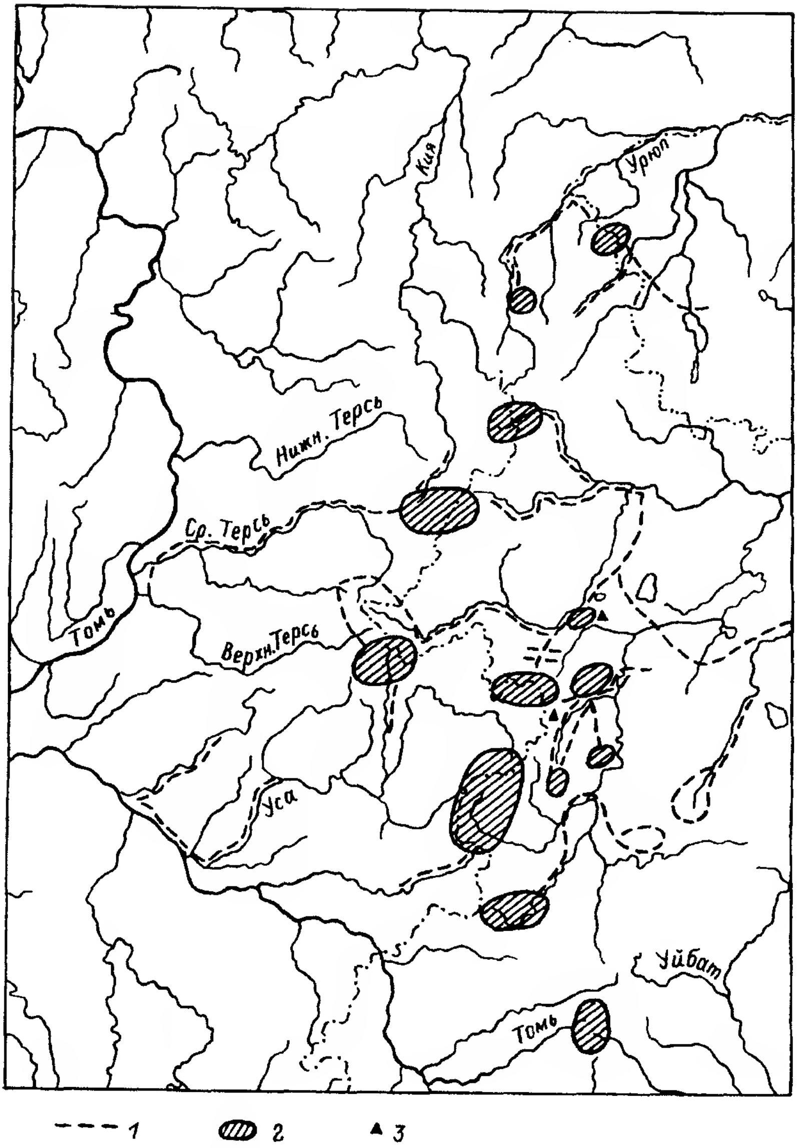


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

1 — маршруты, *2* — ключевые участки, *3* — места стационарных исследований.

территория Кузнецкого Алатау (далее — КА) по-прежнему остается флористически недостаточно изученной. Об этом свидетельствуют массовые находки новых для этого района видов за последние 10—13 лет (Некратова и др., 1988, 1989, 1993).

КА входит в состав Алтае-Саянской горной страны, его границы приняты согласно схеме геоморфологического районирования гор Южной Сибири (Олюнин, 1975).

В 1976—1992 гг. в ходе ботанико-ресурсных исследований на территории КА (в пределах Кемеровской обл. и Хакасии) нами была собрана флористическая коллекция (более 5200 гербарных листов), а также сделано свыше 500 геоботанических описаний. На рис. 1 приведена схема маршрутов и мест полустационарных исследований.

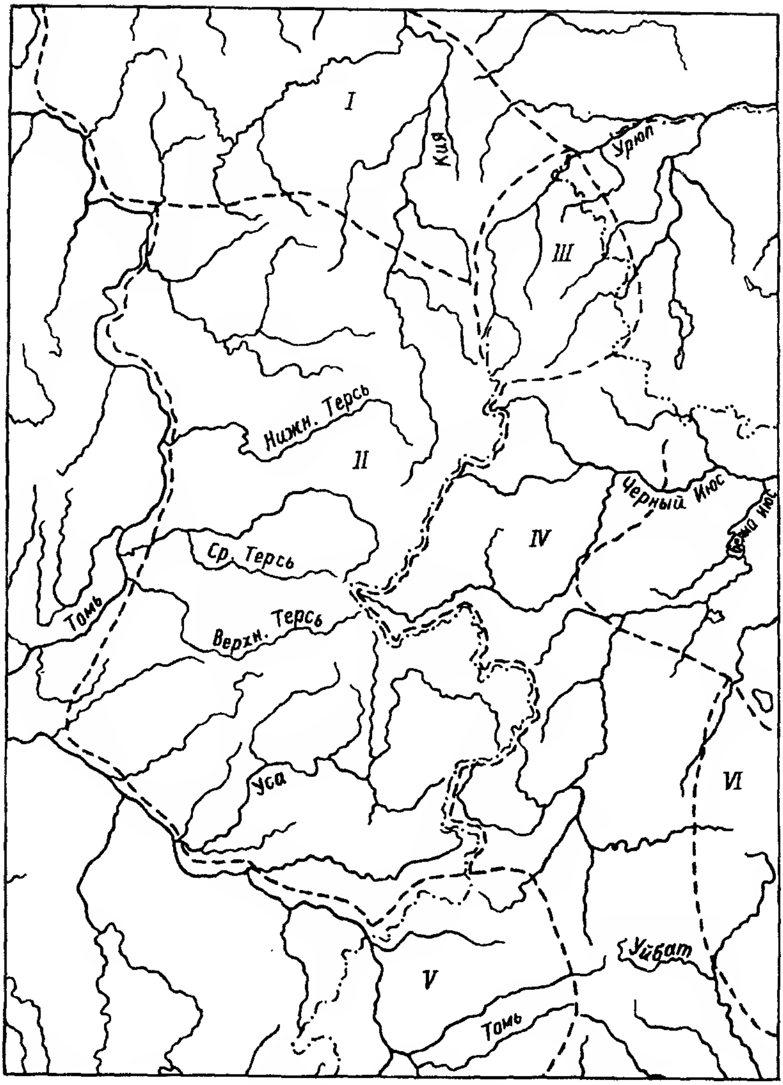


Рис. 2. Схема геоботанических округов.
I—VI — объяснения в тексте.

На основе флористических сборов значительно уточнен таксономический список флоры КА, предварительно составленный по литературным данным. Составлен конспект флоры сосудистых растений (далее — СР), включающий в себя 1075 видов, относящихся к 383 родам и 94 семействам. В последние годы нами специально изучалась локальная флора КА в окр. с. Ефремкино, что позволило уточнить таксономический список флоры КА, опубликованный нами ранее (Некратова и др., 1993), а также конфигурацию флористических границ этого региона на стыке с Хакасско-Минусинским понижеиием. Флора СР КА в пределах указанных семейств характеризуется следующими пропорциями систематических групп: высшие споровые — 44 вида, в том числе папоротники — 29 видов (11 семейств, 16 родов), хвощи — 8 видов (1 семейство, 1 род), плауны — 7 видов (2 семейства, 3 рода); голосеменные — 7 видов (3 семейства, 6 родов); однодольные — 296 видов (16 семейств, 87 родов). К числу наиболее многовидовых семейств относятся *Poaceae* (119 видов), *Cyperaceae* (88), *Liliaceae* (30), *Orchidaceae* (19), *Juncaceae* (17 видов). Наиболее крупными родами являются *Carex* (68 видов), *Poa* (21), *Allium* и *Festuca* (по 13), *Juncus* (10), *Calamagrostis* и *Elymus* (по 9), *Eriophorum* и *Luzula* (по 7 видов).

Далее приведен список видов СР КА в пределах семейств *Onocleaceae—Orchidaceae*. При определении объема таксонов учитывались наряду с упомянутыми ранее важнейшие отечественные литературные источники (Арктическая флора СССР, 1960—1987; Флора европейской части СССР, 1974—1989; Растения Центральной Азии, 1963—1989). При составлении списка видов СР КА были использованы коллекции Гербария им. П. Н. Крылова, а также следующие работы: «Определитель высокогорных растений Южной Сибири» Л. И. Малышева (1968), «Определитель растений юга Красноярского края» (1979), «Растительный покров Хакасии» (1976) и др. (Тупицына, 1986; Буко, Горшкова, 1995). Знаком «+» отмечены виды, приведенные по литературным данным. Для каждого вида показано распространение на КА по геоботаническим округам (Куминова, 1949; Растительный..., 1976): *I* — Барзасский таежный, *II* — Кузнецко-Алатауский высокогорный, *III* — Северо-Кузнецко-Алатауский темнохвойно-светлохвойный, *IV* — Восточно-Кузнецко-Алатауский среднегорный темнохвойно-светлохвойный, *V* — Балыксинский горный черневой, *VI* — Батеневский низкогорный лесостепной (рис. 2). К КА относится только западная, наиболее приподнятая часть Батеневского кряжа. Приведена поясная приуроченность: 1 — высокогорный пояс, 2 — таежный, 3 — черневой, 4 — подтаежный, 5 — лесостепной. Отмечена частота встречаемости: часто (ч), обычно (обч), нередко (нер), изредка (изр), редко — 1—6 местонахождений (р), очень редко — 1 местонахождение либо 2—3 местонахождения в одном географическом пункте (очр). Показано обилие в оптимальных эколого-ценотических условиях: массово — более 8 % (м), обильно — 2.5—8 (об), умеренно — 0.3—2.5 (ум), мало — 0.1—0.2 (мал), единично — менее 0.1 % (ед).

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. — *I—VI*; 2—4; ч; м
Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; нер; м
A. filix-femina (L.) Roth — *I—V*; 2—4; ч; м
Cystopteris altajensis Gureeva — *II*, *IV*; 3, 4; р; ум
C. dickieana R. Sim. — *I*, *IV*; 2, 3; р; мал
C. fragilis (L.) Bernh. — *II—V*; 1—4; нер; ум
C. montana (Lam.) Dew. — *II—IV*; 1, 2, 4; р; мал
C. sudetica A. Br. et Milde — *I*, *II*, *V*; 2, 3; р; мал
Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata — *I—V*; 1—4; ч; м
Woodsia glabella R. Br. — *II*, *IV*, *V*; 1, 2, 4; изр; ум
W. ilvensis (L.) R. Br. — *I—VI*; 1—5; нер; мал
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs — *I*, *II*, *IV*, *V*; 2, 3; нер; м
D. expansa (C. Presl.) Fraser — *II—V*; 1—3; ч; м
D. filix-mas (L.) Schott — *I*, *II*, *IV*, *V*; 3; изр; об
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm. — *I—V*; 1—3; ч; об
G. jessoense (Koidz.) Koidz. — *I—IV*; 1—3; изр; ум
Oreopteris limbosperma (All.) Holub — *II*; 1; очр; ум
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt — *II—IV*; 1—3; нер; об
Thelypteris palustris Schott — *IV*; 2; очр; мал
Asplenium ruta-muraria L. — *IV*; 2, 4; р; мал
A. sajanense Gudoschn. et Krasnob. — *V*; 3; очр; мал
A. viride Huds. — *II*; 1, 2; р; мал
Cryptogramma stelleri (S. G. Gmelin) Prantl — *II*, *IV*; 1—4; р; мал
Cheilanthes argentea (S. G. Gmelin) G. Kunze — *IV*; 4; очр; мал
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. — *I—VI*; 2, 4, 5; ч; об
Polypodium virginianum L. — *I*, *IV*, *V*; 1, 2, 4; р; мал

P. vulgare L. — *IV, V*; 2, 4; р; мал
Botrychium lunaria (L.) Sw. — *I, II, IV*; 1, 2, 4; ч; ум
B. multifidum (S. G. Gmelin) Rupr. — *I*; 3; очр; мал
Equisetum arvense L. — *I—VI*; 4, 5; обч; об
E. fluviatile L. — *III—VI*; 2, 4, 5; нер; об
E. hyemale L. — *III, IV, VI*; 2, 4, 5; ум
E. palustre L. — *I—VI*; 1—5; ч; об
E. pratense Ehrh. — *I—VI*; 1, 2, 4, 5; ч; об
E. scirpoides Michx — *II, IV*; 1—3; изр; ум
E. sylvaticum L. — *I—VI*; 1—5; ч; об
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr. — *IV*; 1, 2, 4; р; мал
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub — *II, IV, V*; 1, 2; изр; мал
D. complanatum (L.) Holub — *II, IV*; 1, 2; изр; ум
Lycopodium annotinum L. — *I—V*; 1, 2; нер; ум
L. clavatum L. — *II—V*; 2; изр; ум
+*L. dubium* Zoega — *II*; 1, 2; изр; ум
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. — *II, IV, V*; 1, 2; изр; ум
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. — *I—V*; 1, 2; нер; ум
Abies sibirica Ledeb. — *I—V*; 1—3; ч; об
Larix sibirica Ledeb. — *I—VI*; 1, 2, 4, 5; ч; об
Picea obovata Ledeb. — *I—VI*; 2—5; обч; об
Pinus sibirica Du Tour — *I—VI*; 1—4; ч; об
P. sylvestris L. — *I—VI*; 2, 4; ч; об
Juniperus sibirica Burgsd. — *II—V*; 1, 2; изр; об
Ephedra monosperma C. A. Mey. — *IV—VI*; 4, 5; р; мал
Typha latifolia L. — *III, IV, VI*; 4, 5; изр; об
Sparganium emersum Rehm. — *IV*; 4, очр; мал
S. glomeratum Laest. ex Beurl. — *II*; очр
S. hyperboreum Laest. ex Beurl. — *IV*; 1; очр
Potamogeton alpinus Balb. subsp. *tenuifolius* (Raf.) Hulten — *V*; 1, 3; р
+*P. natans* L. — *IV*
P. pectinatus L. — *V*; 3; очр; мал
P. perfoliatus L. — *II*, 3; очр; мал
Triglochin maritimum L. — *IV, VI*; 4, 5; р; ум
T. palustre L. — *IV*; 4, 5; р; ум
Scheuchzeria palustris L. — *II, IV, V*; 1, 2; р; м
Alisma plantago-aquatica L. — *I, III, IV*; 4, 5; ч; об
+*Sagittaria natans* Pall. — *IV*
+*S. sagittifolia* L. — *IV*
+*Butomus umbellatus* L. — *IV*
Hydrocharis morsus-ranae L. — *II*; 3; очр; мал
Stratiotes aloides L. — *II*; 3; очр; мал
Achnatherum confusum (Litv.) Tzvel. — *IV, VI*; 4, 5; изр; ум
A. sibiricum (L.) Keng. ex Tzvel. — *IV, VI*; 4, 5; обч; м
Agropyron kazachstanicum (Tzvel.) Peschkova — *IV, VI*; 4, 5; обч; м
A. pectinatum (Bieb.) Beauv. — *IV, VI*; 4, 5; изр; ум
Agrostis clavata Trin. — *I, V*; 2—4; изр; ум
A. gigantea Roth — *I, III, IV*; 4, 5; ч; об
A. tenuis Sibth. — *II*; 2, 3; р; ум
A. vinealis Schreb. — *III, IV, VI*; 1, 2, 4, 5; обч; об
Alopecurus aequalis Sobol. — *II—IV*; 2, 4, 5; изр; мал
A. pratensis L. — *I—VI*; 1—5; ч; м
A. turczaninovii Nikiforova — *IV*; 4; очр; мал
Anthoxanthum alpinum A. et D. Löve — *II, IV, V*; 1, 2; ч; об

Avena fatua L. — *I—VI*; 1—5; изр; мал
Avenula hookeri (Scribn.) Holub s. str. — *II*, *IV*; 1; изр; об
A. hookeri subsp. *schelliana* (Hack.) Lomonosova — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; ч; об
A. pubescens (Huds.) Dumort. — *I—VI*; 1—5; ч; об
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; нер; мал
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv. — *III*, *IV*; 2, 4, 5; ч; ум
B. sylvaticum (Huds.) Beauv. — *II*; 3; р; мал
Bromopsis austrosibirica Peschkova — *IV*; 4; очр; мал
B. inermis (Leyss.) Holub — *I—VI*; 2—5; ч; об
B. karavajevii (Tzvel.) Czer. — *IV*; 4, 5; р; мал
B. sibirica (Drob.) Peschkova — *IV*; 1, 4, 5; изр; ум
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth — *I*, *III—V*; 3—5; нер; об
C. epigeios (L.) Roth — *I—VI*; 2, 4, 5; ч; ум
C. langsdorfii (Link) Trin. — *I—V*; 1—4; ч; м
C. macilenta (Griseb.) Litv. — *IV*; 5; очр; мал
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb. — *I—V*; 1, 2, 4, 5; изр; ум
C. obtusata Trin. — *II*, *IV*; 1, 2, 4; ч; м
C. pavlovii Roshev. — *II*, *IV*; 1, 2; изр; ум
C. phragmitoides C. Hartm. — *I*, *II*, *IV*; 1, 2, 4; изр; мал
C. purpurea (Trin.) Trin. — *II*, *IV*; 2, 4; изр; ум
Catabrosa aquatica (L.) Beauv. — *IV*, *VI*; 5; изр; мал
Cinna latifolia (Trev.) Griseb. — *I*, *IV*, *V*; 2—4; р; мал
Dactylis glomerata L. — *I—VI*; 2—5; ч; об
Deschampsia altaica (Schischk.) Nikiforova — *II*, *IV*; 1; нер; об
D. cespitosa (L.) Beauv. — *I—VI*; 1—5; ч; м
Echinochloa crusgalli (L.) Beauv. — *III*, *IV*; 4, 5; изр; ум
Elymus caninus (L.) L. — *I*, *II*, *IV*; 2, 4; изр; ум
E. fibrosus (Schrenk) Tzvel. — *IV*; 2; очр; мал
E. gmelinii (Ledeb.) Tzvel. — *I*, *IV*, *VI*; 2, 4, 5; нер; ум
E. ircutensis Peschkova — *IV*; 4; очр; мал
E. komarovii (Nevski) Tzvel. — *IV*, *VI*; 1, 4, 5; р; ум
E. mutabilis (Drob.) Tzvel. — *II*, *IV—VI*; 1, 2, 4, 5; нер; ум
E. sibiricus L. — *IV*; 1, 4, 5; обч; ум
E. trachycaulus (Link) Gould et Shinners subsp. *novae-angliae* (Scribn.) Tzvel. — *IV*; 4; очр; мал
E. transbaicalensis (Nevski) Tzvel. — *IV*; 4; очр; мал
Elytrigia geniculata (Trin.) Nevski — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
E. gmelinii (Trin.) Nevski — *IV*; 4, 5; р; мал
E. lolioides (Kar. et Kir.) Nevski — *IV*; 4, 5; изр; ум
E. repens (L.) Nevski — *I—VI*; 3—5; обч; об
Festuca altaica Trin. — *IV*; 1, 2, 4; р; мал
F. altissima All. — *I*, *V*; 3; р; мал
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil. — *IV*; 1; очр; мал
F. extremiorientalis Ohwi — *IV*; 4; очр; ум
F. gigantea (L.) Vill. — *I*, *II*, *V*; 2, 3; р; мал
F. lenensis Drob. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
F. ovina L. s. str. — *II*, *IV*; 1, 2; изр; об
F. ovina subsp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel. — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; ч; м
F. pratensis Hudson s. str. — *I—VI*; 2—5; обч; об
F. pseudosulcata Drob. — *IV*; 4, 5; изр; ум
F. pseudovina Hack. ex Wiesb. — *IV*; 1, 4, 5; нер; об
F. rubra L. s. str. — *I—VI*; 2—5; нер; об
F. sibirica Hack. ex Boiss. — *IV*; 4. 5; обч; ум
F. valesiaca Gaudin s. str. — *IV*; 1, 4, 5; изр; ум
+*Glyceria triflora* (Horsh.) Kom. — *II*, *III*; 2

Helictotrichon altaicum Tzvel.[1] — *III*, *IV*; 4, 5; изр; об
H. desertorum (Less.) Nevski — *I*, *III*, *IV*; 4, 5; нер; об
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. — *II*, *IV*; 1; нер; ум
H. glabra Trin. subsp. *chakassica* Peschkova — *IV*; 4; очр; ум
+*H. odorata* (L.) Beauv. — *II*, *III*
H. sibirica (Tzvel.) Czer. — *IV*; 4; изр; ум
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link — *IV*; 2, 4; р; ум
Koeleria cristata (L.) Pers. s. str. — *III*, *IV*; 1, 2, 4, 5; нер; об
+*K. delavignei* Czern. ex Domin s. str. — *III*, *IV*; 4; р
Leymus ramosus (Trin.) Tzvel. — *VI*; 5; очр; мал
Melica altissima L. — *I*, *II*, *IV*; 3, 4; р; мал
M. nutans L. — *II*, *IV*; 2, 4; нер; мал
M. transsilvanica Schur — *IV*; 4; очр; мал
Milium effusum L. — *I*—*V*; 1—4; обч; ум
Paracolpodium altaicum (Trin.) Tzvel. — *II*, *IV*; 1; р; мал
Phalaroides arundinacea (L.) Rausch. — *II*, *IV*; 2, 4, 5; изр; м
Phleum alpinum L. — *II*, *IV*; 1; изр; ум
P. phleoides (L.) Karst. — *IV*, *VI*; 4, 5; нер; ум
P. pratense L. — *II*—*IV*; 2, 4, 5; нер; ум
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. — *III*, *IV*; 4, 5; изр; об
Poa alpigena (Blytt) Lindm. — *II*, *IV*; 1; очр; мал
+*P. alpina* L. — *II*, *IV*; 1
P. altaica Trin. — *II*, *IV*; 1; р; мал
P. angustifolia L. — *III*, *IV*; 4, 5; нер; ум
+*P. annua* L.
P. argunensis Roshev. — *IV*; 2, 4, 5; р; ум
P. attenuata Trin. — *IV*; 4; очр; ум
P. botryoides (Trin. ex Griseb.) Roschev. — *III*, *IV*, *VI*; 1, 4, 5; нер; об
P. glauca Vahl — *IV*; 1; очр; мал
P. krylovii Reverd. — *III*, *IV*, *VI*; 1, 4, 5; нер; ум
P. mariae Reverd. — *IV*; 1; очр; мал
+*P. nemoralis* L.[2]
P. palustris L. — *I*—*VI*; 1, 2, 4; нер; ум
P. pratensis L. — *I*—*VI*; 3, 4; обч; об
P. reverdattoi Roshev. — *IV*; 4; очр; мал
P. sibirica Roshev. — *I*—*VI*; 1—4; ч; об
P. smirnovii Roshev. — *II*, *IV*; 1; р; мал
P. stepposa (Kryl.) Roshev. — *III*, *IV*, *VI*; 1, 4, 5; нер; ум
P. supina Schrad. — *II*—*IV*; 1, 2, 4; нер; ум
+*P. trivialis* L. — *IV*
P. urssulensis Trin. — *II*, *IV*; 1, 4; р; мал
+*Ptilagrostis mongholica* (Turcz. ex Trin.) Griseb. s. str. — *IV*; 1; очр
P. mongholica subsp. *minutiflora* (Titov ex Roshev.) Tzvel. — *IV*, *VI*; 5; р; мал
Puccinellia hauptiana Krecz. — *IV*; 4; очр; мал
+*Schizachne callisa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi — *IV*
Setaria viridis (L.) Beauv. s. str. — *III*, *IV*, *VI*; 2, 4, 5; изр; ум
Stipa baicalensis Roshev. — *IV*; 4; очр; ум
S. capillata L. — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум

---

[1] На территории КА *Helictotrichon altaicum* и *H. desertorum* (Less.) Nevski четко не разграничиваются. Нами в качестве основного диагностического признака принята опушенность язычка.

[2] М. В. Олонова (Флора Сибири, 1990) ставит под сомнение наличие типичных форм этого вида на данной территории. В Гербарии им. П. Н. Крылова сборы типичных форм *Poa nemoralis* с КА отсутствуют.

S. krylovii Roshev. — *IV*; 4; очр; ум
S. pennata L. s. str. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; об
Trisetum altaicum Roshev. — *II*, *IV*; 1, 2; нер; ум
T. mongolicum (Hult.) Peschkova — *II*; 1; очр; мал
T. sibiricum Rupr. s. str. — *I—VI*; 1—4; нер; ум
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr. — *II*, *IV*; 1, 2; изр; ум
B. pumilum (Vahl) A. et D. Löve — *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
Blysmus rufus (Huds.) Link — *VI*; 5; очр; ум
Bolboschoenus maritimus (L.) Palla — *IV*; 5; очр; ум
Carex acuta L. — *I—VI*; 2—5; нер; об
C. adelostoma V. Krecz. — *IV*; 4, очр; мал
C. amgunensis Tr. Schmidt — *IV*; 1, 4; р; ум
C. appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kük. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; мал
C. aquatilis Wahlenb. s. str. — *II*, *IV*; 1, 2; р; ум
C. arnellii Christ — *III*, *IV*; 4; изр; ум
C. aterrima Hoppe — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; ч; об
C. atherodes Spreng. — *III—V*; 3, 4; изр; ум
C. bigelowii Torr. ex Schwein. subsp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub — *II*, *IV*, *V*; 1; ч; об
C. bipartita All. — *II*, *IV*; 1; нер; мал
C. bohemica Schreb. — *II*, 3; очр; мал
C. brunnescens (Pres.) Poir. — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; ч; ум
$^{+}$*C. buxbaumii* Wahlenb. — *IV*
C. canescens L. — *II*, *IV*; 1—3; изр; мал
C. capillaris L. s. str. — *II—IV*, *VI*; 3—5; изр; ум
C. capitata L. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; мал
C. caryophyllea Latourr. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
C. cespitosa L. — *I—IV*, *VI*; 1—4; нер; об
C. coriophora Fisch. et C. A. Mey. — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
C. curaica Kunth — *II—IV*, *VI*; 1, 2, 4, 5; нер; ум
C. diandra Schrank — *IV*, *VI*; 4, 5; р; мал
C. dioica L. — *IV*, *VI*; 4, 5; очр; мал
$^{+}$*C. disticha* Huds. s. str. — *III*, *IV*
C. disticha subsp. *lithophila* (Turcz.) Hämet-Ahti — *IV*; 4; очр; мал
C. drymophila Turcz. ex Steud. — *IV*; 2; очр; мал
C. duriuscula C. A. Mey. — *IV*; 4, 5; изр; об
C. elata All. subsp. *omskiana* (Meinsh.) Jalas — *IV*; 4, 5; очр; мал
C. elongata L. — *IV*; 2; р; ум
C. enervis C. A. Mey. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
C. globularis L. — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; обч; ум
C. humilis Leyss. — *IV*; 4; р; об
C. juncella (Fries) T. Fries — *I*, *II*, *VI*; 2—4; р; мал
C. lasiocarpa Ehrh. — *II—IV*; 2—4; р; мал
C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev. s str. — *II*, *IV*, *V*; 1, 2; обч; ум
C. limosa L. — *II—V*; 1—3; изр; об
$^{+}$*C. loliacea* L. — *IV*
C. macroura Meinsh. s. str. — *I—VI*; 4, 5; ч; м
C. macroura subsp. *kirilowii* (Turcz.) Malysch. — *II*, *IV*, *VI*; 1, 4, 5; нер; об
C. magellanica Lam. — *II*, *IV*; 1, 2; изр; ум
C. media R. Br. — *IV*; 1, 2, 4; изр; ум
C. melanantha C. A. Mey. — *II*, *IV*, *VI*; 1, 2, 4, 5; изр; ум
C. microglochin Wahlenb. — *VI*; 5; очр; мал
C. muricata L. — *II*; 3; очр; мал
C. obtusata Liljebl. — *IV—VI*; 1, 4, 5; изр; ум
C. orbicularis Boott s. str. — *IV*; 1; р; ум

C. orbicularis subsp. *altaica* (Boott) Egor. — *II*, *IV*; 1, 2; нер; ум
C. ovalis Good. — *V*; 3; очр; мал
C. pallescens L. — *I*; 3; очр; мал
C. pamirensis Clarke ex B. Fedtsch. subsp. *dichroa* (Freyn) Malysch. — *IV*, *VI*; 1, 2, 4, 5; р; ум
C. panicea L. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
C. paralella (Laest.) Sommerf. subsp. *redowskiana* (C. A. Mey.) Egor. — *IV*, *VI*; 1, 4; р; мал
C. pauciflora Lightf. — *II*, *IV*; 1, 2; изр; об
C. pediformis C. A. Mey. s. str. — *III*—*VI*; 1, 4, 5; обч; об
C. praecox Schreb. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
C. rhynchophysa C. A. Mey. — *II*—*IV*; 1, 2, 4; изр; ум
C. rostrata Stokes — *II*—*IV*; 1, 4, 5; нер; ум
C. rugulosa Kük. — *VI*; 4, 5; очр; мал
C. rupestris All. — *II*, *IV*, *V*; 1; р; мал
C. sabynensis Less. ex Kunth — *II*, *IV*; 1, 4; изр; мал
C. secalina Willd. ex Wahlenb. — *VI*; 5; очр; мал
C. sedakowii C. A. Mey. ex Meinsh. — *IV*, *V*; 1, 2, 4; изр; мал
C. sempervirens Vill. — *II*, *IV*; 1; нер; ум
+*C. songorica* Kar. et Kir. s. str. — *IV*
C. supina Wahlenb. s. str. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; мал
C. supina subsp. *korshinskyi* (Kom.) Malysch. — *IV*; 1, 4, 5; нер; ум
C. tomentosa L. — *VI*; 5; очр; мал
C. vesicaria L. — *II*—*IV*; 1—4; изр; ум
C. viridula Michx. subsp. *serotina* (Mérat) Malysch. — *III*, *IV*, *VI*; 2, 4; р; мал
+*Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult. s. str. — *IV*
E. mamillata Lindb. fil. s. str. — *II*; 3—5; изр; ум
E. ovata (Roth) Roem. et Schult. — *II*; 1; очр; ум
E. palustris (L.) Roem. et Schult. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
E. sareptana Zinserl. — *VI*; 5; очр; мал
Eriophorum brachyantherum Trautv. et C. A. Mey. — *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
E. gracile Koch — *II*, *IV*, *VI*; 1—5; изр; ум
E. humile Turcz. ex Steud. — *II*, *IV*; 1, 2; нер; об
E. polystachion L. s. str. — *II*, *IV*, *V*; 1—5; нер; об
+*E. russeolum* Fries. — *II*; 1; очр; мал
E. scheuchzeri Hoppe s. str. — *IV*; 1, 2; р; ум
E. vaginatum L. — *II*, *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
Kobresia filifolia (Turcz.) Clarke — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; об
K. myosuroides (Vill.) Fiori — *IV*, *VI*; 1, 4, 5; изр; ум
Scirpus orientalis Ohwi — *II*; 2; очр; мал
S. sylvaticus L. — *II*, *III*, *V*; 2—4; изр; ум
Calla palustris L. — *II*; 2, 3; р; ум
+*Lemna minor* L. — *IV*
+*L. trisulca* L. — *IV*
Juncus alpinoarticulatus Chaix — *IV*, *VI*; 4; р; мал
J. arcticus Willd. — *IV*; 2; очр; мал
J. bufonius L. — *IV*; 2; очр; мал
+*J. castaneus* Smith s. str. — *II*, *IV*;
+*J. compressus* Jacq. — *IV*
J. filiformis L. — *I*, *II*, *IV*; 1, 2, 4; изр; мал
J. gerardii Loisel. — *IV*; 2, 4, 5; р; мал
J. trifidus L. — *II*, *IV*, *V*; 1; обч; ум
J. triglumis L. — *IV*, *V*; 1; р; мал
J. vvedenskyi V. Krecz. — *IV*, *VI*; 4; р; мал
Lusula confusa Lindeb. — *II*, *IV*, *V*; 1; изр; ум

L. pallescens Sw. — *III*, *IV*; 2, 4; р; ум
L. parviflora (Ehrh.) Desv. — *II*, *IV*, *V*; 1; обч; ум
$^+$*L. pilosa* (L.) Willd. — *IV*
L. rufescens Fisch. ex E. Mey. — *IV*; 4; р; мал
L. sibirica V. Krecz. — *II*, *IV*, *V*; 1; обч; ум
$^+$*L. spicata* (L.) DC. — *II*; 1; очр; мал
Allium microdictyon Prokh. — *I—V*; 1, 2; ч; м
A. monadelphum Less. ex Kunth — *IV*; 1; изр; мал
A. nutans L. — *III*, *IV*; 4; р; ум
A. obliquum L. — *II*, *IV*; 2, 4; р; ум
A. oliganthum Kar. et Kir. — *IV*; 4; очр; мал
A. ramosum L. — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
A. rubens Schard. ex Willd. — *III*, *IV*, *VI*; 1, 4, 5; нер; ум
A. schoenophrasum L. — *II—V*; 1, 2, 4; обч; об
A. splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil. — *IV*, *VI*; 1, 4; изр; ум
A. stellerianum Willd. — *III*, *IV*; 2, 4; изр; ум
A. strictum Schrad. — *III*, *IV*, *VI*; 1, 2, 4, 5; нер; ум
A. tuvinicum (Fries.) Fries. — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
A. vodopjanovae Fries. — *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
$^+$*Asparagus officinalis* L. — *IV*
Erythronium sibiricum (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl. — *I—VI*; 1—4; ч; м
Gagea fedtschenkoana Pasch. — *IV*; 4; очр; мал
$^+$*G. granulosa* Turcz. — *IV*
G. longiscapa Grossh. — *IV*; 4; очр; мал
G. pauciflora (Turcz. ex Trautv.) Ledeb. — *VI*; 5; очр; мал
Hemerocallis minor Mill. — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; ум
Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz. — *I—VI*; 1—4; нер; ум
Lloydia serotina (L.) Reichenb. — *II*, *IV*, *VI*; 1; изр; ум
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt — *I—VI*; 1—5; нер; ум
Paris quadrifolia L. — *I—VI*; 2—4; изр; ум
Polygonatum humile Fisch. ex Maxim. — *I*, *III*, *IV*; 3, 4; р; ум
P. odoratum (Mill.) Druce — *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; нер; ум
$^+$*Tulipa uniflora* (L.) Bess. ex Baker — *IV*
Veratrum lobelianum Bernh. — *I—VI*; 1—4; ч; м
V. nigrum L. — *III*, *IV*, *VI*; 2, 4, 5; нер; ум
Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray — *III*, *IV*, *VI*; 1, 2, 4; мал
Iris biglumis Vahl — *IV*; 4, 5; изр; об
I. humilis Georgi — *IV*, *VI*; 4, 5; р; ум
I. ruthenica Ker-Gawl. — *I—VI*; 1—5; ч; об
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm. — *IV*
Corallorhiza trifida Chatel. — *III*, *IV*; 1, 2, 4; р; мал
Cypripedium calceolus L. — *I*, *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; мал
C. guttatum Sw. — *III*, *IV*, *VI*; 2, 4; изр; мал
C. macranthon Sw. — *I*, *III*, *IV*, *VI*; 4; изр; мал
Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova — *IV*; 4; очр; мал
D. cruenta (O. F. Muel.) Soó — *IV*; 4; очр; мал
D. fuchsii (Druce) Soó — *I—IV*; 1, 3, 4; р; мал
D. incarnata (L.) Soó — *II*, *IV*; 2, 3, 4; р; мал
D. meyerii (Reichenb. fil.) Aver. — *II*; 2; очр; мал
$^+$*Epipactis palustris* (L.) Crantz — *IV*
Goodyera repens (L.) R. Br. — *I*, *IV*, *V*; 2—4; изр; мал
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. — *I*, *III*, *IV*; 3, 4; р; мал
Herminium monorchis (L.) R. Br. — *I*, *III*, *IV*, *VI*; 4, 5; изр; мал
Malaxis monophyllos (L.) Sw. — *I*, *IV*; 3, 4; р; мал
Neottianthe cucullata (L.) Schlecht. — *III*, *IV*; 4; изр; мал

+*Orchis militairs* L. — *III, IV*
Platanthera bifolia (L.) Rich. — *I*; 3; очр; мал
+*Spiranthes amoena* (Bieb.) Spreng. — *III, IV*

Впервые для территории КА нами приведено 29 видов: *Oreopteris limbosperma* (верховья р. Бол. Тумуяс, оз. Чудное); *Cheilanthes argentea* (окр. с. Ефремкино, ручей Смородиновый); *Achnatherum confusum* (окр. с. Ефремкино; д. Мал. Сыя, пос. Шипилинск; ручей Курбюльстюг, приток р. Белый Июс; ручей Перевальный, приток р. Изыхчул; верховья рек Уйбат и Сон); *Calamagrostis pavlovii* (гольцы Ольгинский, Харыхтаскыл, Знаменитовские, Хошкулак; долина р. Изекиюла в окр. пос. Шипилинск); *Elymus ircutensis* (окр. с. Ефремкино); *Elytrigia gmelinii* (окр. с. Ефремкино; ручей Курбюльстюг); *Festuca extremiorientalis* (окр. с. Ефремкино); *F. sibirica* (окр. с. Ефремкино; ст. Усть-Бюрь; пос. Улень; ручей Курбюльстюг); *F. valesiaca* (окр. с. Ефремкино; верховья ручья Курбюльстюг; ручей Перевальный; голец Кулагол; долина р. Уйбат); *Helictotrichon altaicum* (окр. с. Ефремкино; с. Чебаки; ручей Курбюльстюг; гора Осиновая); *Hierochloë glabra* subsp. *chakassica* (окр. с. Ефремкино); *Leymus ramosus* (верховья р. Сон); *Melica altissima* (окр. пос. Чексу; пос. Новый Берикуль; с. Чебаки); *M. transsilvanica* (окр. с. Чебаки, правый берег р. Черный Июс); *Poa attenuata* (окр. с. Ефремкино); *P. glauca* (голец Харыхтаскыл); *P. mariae* (голец Пухтаскыл); *P. reverdattoi* (окр с. Чебаки, правый берег р. Черный Июс); *Stipa baicalensis* (верховья ручья Курбюльстюг; окр. с. Ефремкино); *S. capillata* (окр. с. Чебаки; с. Ефремкино; верховья р. Сон; урочище Айдарак); *S. krylovii* (окр. с. Ефремкино); *Carex humilis* (правый берег р. Белый Июс, выше с. Ефремкино); *Juncus alpinoarticulatus* (окр. д. Половинка, р. Тарча; долина р. Каро, улус Капчач); *Luzula rufescens* (долина р. Бол. Сыя близ устья ручья Разведочного; окр. с. Ефремкино); *Gagea fedtschenkoana* (окр. с. Ефремкино); *G. longiscapa* (окр. с. Ефремкино, ручей Смородиновый); *Iris biglumis* (окр. с. Ефремкино, ручей Смородиновый и правый берег р. Белый Июс); *I. humilis* (окр. с. Ефремкино; долина р. Каро, улус Капчач); *Dactylorhiza meyerii* (верховья р. Ивановка, бассейн верховьев р. Ср. Терсь).

Из них впервые найдены на территории Хакасии *Elymus ircutensis*, *Melica altissima*, *Poa glauca*, *Luzula rufescens*, впервые в Кемеровской обл. — *Oreopteris limbosperma*.

Из видов, впервые найденных нами на территории Кузнецкого Алатау, наиболее интересны следующие.

Cheilanthes argentea — южносибирско-центральноазиатский горный вид, на КА собран в подтаежном поясе близ северного предела распространения.

Festuca extremiorientalis — восточноазиатский вид, на юге Сибири имеет немногочисленные разбросанные местонахождения, на КА собран близ северной границы ареала.

F. sibirica — маньчжурско-южносибирский степной вид, очень редкий в бассейне р. Енисей (известны 3 местонахождения в Туве; по: Флора Сибири, 1990); собран в подтаежном и лесостепном поясах на восточном макросклоне в центральной и южной частях КА.

Poa attenuata — южносибирско-центральноазиатский горностепной вид, на КА собран близ северного предела распространения.

P. glauca — арктоальпийский циркумполярный вид, ранее не приводившийся для Хакасии и КА, где собран в высокогорьях южной части.

P. mariae — эндемик Алтая и Западного Саяна, высокогорный вид, впервые собран на КА (в южной части).

P. reverdattoi — эндемик горных котловинных степей Алтая, Хакасии, Тувы, собран в подтаежном поясе КА, куда заходит из Минусинской котловины.

Carex humilis — евразийский вид, в Сибири является горностепным растением, не встречающимся восточнее р. Енисей, в пределы КА заходит из Минусинской котловины.

Gagea longiscapa — азиатский вид, имеющий дизъюнктивный ареал (Горный Алтай, Хакасско-Минусинское межгорное понижение, юг Приморья), очень редкий в Сибири, собран в подтаежном поясе КА.

Данное сообщение является начальным этапом в изучении флоры КА, но он необходим, так как до сих пор отсутствовали списки видов сосудистых растений этого региона. Приведенные материалы могут быть использованы для решения различных экологических и природоохранных региональных проблем, потому что для всех видов в пределах указанных семейств даны характеристики (по 4 параметрам) их современного состояния. Эти исследования могут лечь в основу ресурсоведческих работ в области изучения лекарственных растений, и особенно поиска новых источников биологических активных веществ. Список СР дает представление о богатстве флоры еще одного региона Алтае-Саянской горной области. Выявление редких и очень редких растений (последние в пределах указанных семейств составляют 61 вид, или около 18 %) является необходимым этапом в решении проблемы их сохранения, а тем самым поддержания биоразнообразия в этом регионе, а в конечном счете — сохранения биоразнообразия на Земле.

В дальнейшем планируется опубликовать видовой состав сосудистых растений Кузнецкого Алатау в пределах двудольных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 1—10. М.—Л., 1960—1987.

Буко Т. И., Горшкова Л. А. Конспект флоры высших сосудистых растений заповедника «Кузнецкий Алатау» // Биоценотические исследования в заповеднике «Кузнецкий Алатау». Новосибирск, 1995. С. 15—34.

Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. Ботанико-географическое районирование. Новосибирск, 1949. 167 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 1—12 (ч. 1, 2). Томск, 1927—1964. 3550 с.

Малышев Л. И. Определитель высокогорных растений Южной Сибири. Л., 1968. 281 с.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Новые и редкие виды растений для Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 9. С. 1341—1347.

Некратова Н. А., Выдрина С. Н., Михайлова С. И. и др. Растения новые и редкие для Кузнецкого Алатау. Двудольные первичнопокровные свободнолепестные и вторичнопокровные // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 5. С. 754—761.

Некратова Н. А., Беляева Т. Н., Серых Г. И. и др. Конспект флоры высших сосудистых растений Кузнецкого Алатау. 1. Оноклеевые—Орхидные *Onocleaceae—Orchidaceae*. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 689-В93. 78 с.

Олюнин В. Н. Горы Южной Сибири // Равнины и горы Сибири. М., 1975. С. 245—328.

Определитель растений юга Красноярского края / Отв. ред. И. М. Красноборов, Л. И. Кашина. Новосибирск, 1979. 660 с.

Растения Центральной Азии. Вып. 1—9. Л., 1963—1989.

Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. 423 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск, 1979. 168 с.

Тупицына Н. Н. Конспект флоры Березовского участка КАТЭКа // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 137—190.

Флора европейской части СССР. Т. I—VIII. Л., 1974—1989.

Флора Красноярского края. Вып. I—IV. Томск—Новосибирск, 1964—1967, 1983.

Флора Сибири. Т. 1—IV. Новосибирск, 1987—1994.

Черепнин Л. М. Флора южной части Красноярского края. Вып. 1—6. Красноярск, 1957—1967.

Научно-исследовательский
институт биологии и биофизики
при Томском университете

Получено 8 VI 1995

SUMMARY

The flora of the Kuznetsk Alatau within Krasnoyarsk and Kemerovo regions was studied in 1976—1992. 347 species of lower vascular plants, gymnosperms and monocotyledons were recorded. Distribution of the each species in Kuznetsk Alatau according to geobotanic regions, their vertical belt and ecologo-coenotic descriptions, as well as their frequency and abundance under the optimal ecologo-coenotic conditions were shown.

УДК 581.4 : 581.8 : 582. 572.4

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© З. Т. Артюшенко

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HYMENOCALLIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Z. T. ARTYUSHENKO. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL INVESTIGATION OF MEMBERS OF THE GENUS *HYMENOCALLIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Дана оценка морфологических и анатомических признаков, используемых для систематики рода; привлечены новые данные по анатомии листа и чешуи луковицы, а также по строению и развитию луковицы.

Род *Hymenocallis* Salisb. характеризуется так называемыми панкратиоидными цветками, имеющими чашу, образованную сросшимися боковыми выростами тычиночных нитей. В сем. *Amaryllidaceae* насчитывается 9 родов с такими цветками: *Pancratium* L. (Средиземноморье до тропической Азии), *Hymenocallis*, *Eucharis* Planch. et Linden, *Pamianthe* Staph, *Paramongaia* Velarde, *Elisena* Herb., *Stenomesson* Herb., *Pseudostenomesson* Velarde (тропическая и субтропическая Америка), *Calostemma* R. Br. (Австралия, Малайзия). Самый крупный из них — *Hymenocallis*, выделенный из рода *Pancratium*, от которого отличается сочными, округлыми семенами, длинной (5 см) несросшейся частью тычиночных нитей и наличием сидячих и черешковых листьев, тогда как у *Pancratium* семена сухие, уплощенные, свободная часть тычиночных нитей короткая (0.6 см), листья только сидячие. Кроме того, *Hymenocallis* является неотропическим родом, а *Pancratium* — палеотропическим.

J. Baker (1888) разделил род *Hymenocallis* на 2 подрода — *Hymenocallis* (24 вида со сравнительно небольшой тычиночной чашей и длинными свободными частями тычиночных нитей) и *Ismene* (7 видов с крупной тычиночной чашей и короткими изогнутыми свободными частями тычиночных нитей).

H. Traub (1962) разработал свою систему рода, расчленив его на 4 подрода — *Hymenocallis*, *Elisena* (Herb.) Traub, *Pseudostenomesson* (Velarde) Traub, *Ismene* (Salisb.) Baker, которые он впоследствии перевел в ранг секций, причем подрод *Pseudostenomesson* он обозначил как секцию *Artema* Traub, а *Pseudostenomesson* — как синоним к последней.

Однако система рода *Hymenocallis*, предложенная Traub, не удовлетворила многих ботаников. Вновь были предприняты исследования морфологии цветка, пыльцы, кариотипа.

Кариологически представители рода *Hymenocallis* были изучены W. Flory (1976, 1978). Автор отмечает, что соматическое число хромосом имеет широкую амплитуду — от 38 до 98 и более. Наиболее частое соматическое число хромосом $2n=40$. Примером могут служить 2 вида одной секции из Техаса, произрастающих в одном районе: *H. galvestonensis* (Herb.) Baker растет на влажных местах, цветет ранней весной после появления листьев, имеет $2n=40$, а *H. eulae* Schinners растет на сухих рыхлых почвах, цветет без листьев в конце лета, имеет $2n=52$. Flory считает, что разные соматические числа объясняются слиянием хромосом по центру (число их уменьшается) или их расщеплением (число их увеличивается).

Материалы исследования пыльцы представителей рода *Hymenocallis* подробно изложены в работе A. Meerow и B. Dehgan (1985), которые установили, что наиболее резко от пыльцевых зерен всех других видов рода отличаются пыльцевые зерна *H. quitoesis* Herb., имеющие ушковидные выросты (auricularis). В сводке по пыльце (Zavada, 1983) нет сведений о наличии такого типа пыльцы у однодольных.

Поверхность и размер пыльцевых зерен представителей секций *Hymenocallis* и *Ismene* в 2—2.5 раза больше, чем у представителей секций *Elisene* и *Artema*; поверхность пыльцы в первых двух секциях широкоячеистая, в двух других — мелкоячеистая.

Мы провели морфолого-анатомическое исследование видов рода *Hymenocallis* для выявления новых признаков с целью уточнения систематического деления.

Материал и методика

Исследованы следующие виды рода *Hymenocallis* из живых коллекций тропической оранжереи Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН: *H. littoralis* (Jacq.) Salisb., *H. harrisiana* Herb., *H. speciosa* (Salisb.) Salisb. (секция *Hymenocallis*), *H. calatina* (Herb.) Nichols. (секция *Ismene* (Herb.) Traub); из Гербария БИН (LE): *H. amancaes* (Ker-Gawl.) Nichols., *H. macleana* (Herb. ex Hook.) Nichols. (секция *Ismene*), *H. caribaea* Herb., *H. graminifolia* Greenman, *H. tubiflora* Salisb. (секция *Hymenocallis*).

Строение клеток эпидермы пластинки листа и чешуи луковицы изучали при помощи микроскопа МБИ-3, а морфогенез — при помощи бинокулярной лупы МБС-1. Расположение чешуй на донце луковицы устанавливали путем последовательного их удаления и зарисовки.

Результаты исследований

Луковица. У видов рода *Hymenocallis* луковица сформирована основаниями ассимилирующих листьев. По форме она бывает яйцевидной, округлой или продолговатой. У ряда видов чешуи переходят в шейку луковицы, иногда до 25 см дл. (например, у *H. graminifolia*). Чешуи без кутикулы и устьиц. Несмотря на то что чешуя является продолжением листа (его основанием), строение клеток ее эпидермы резко отличается от такового пластинки листа. Так, у *H. speciosa* и *H. littoralis* (рис. 1, *А*, *Б*) клетки листовой пластинки и чешуи различаются по размеру, а у *H. calathina* (рис. 1, *В*) — не только по размеру, но и по форме; кроме того, четко различаются между собой верхняя и нижняя эпидермы чешуи.

Из приведенных примеров видно, что эпидерма пластинки листа и чешуи может служить хорошим видовым признаком.

Лист. J. Sealy (1954) установил у *Hymenocallis* два типа листьев — с четко выраженным черешком (*H. tubiflora*) и без черешка (*H. macleana*). Последние продолговатые, узколанцетные, сужающиеся к основанию или широкоремневидные, сужающиеся к верхушке и основанию; наконец, у ряда видов наблюдаются очень узкие линейные листья (*H. graminifolia*).

По характеру развития листьев виды рода *Hymenocallis* также разделяются на две группы. У видов первой группы листья и цветоносы отмирают в конце лета, а луковица переходит в состояние покоя (от августа до марта). Затем листья появляются вновь, а вместе с ними вырастает и цветонос. Для видов второй группы характерно наличие листьев в течение всего года. По нашим наблюдениям, у *H. littoralis*, культивируемого в тропической оранжерее БИН, отмирание старых листьев происходит постепенно, однако этот процесс активизируется в весенние месяцы.

S. Arroyo и D. Cutler (1984), исследовавшие анатомию пластинки листа у единственного вида *Hymenocallis*, сообщают, что клетки эпидермы имеют в основном

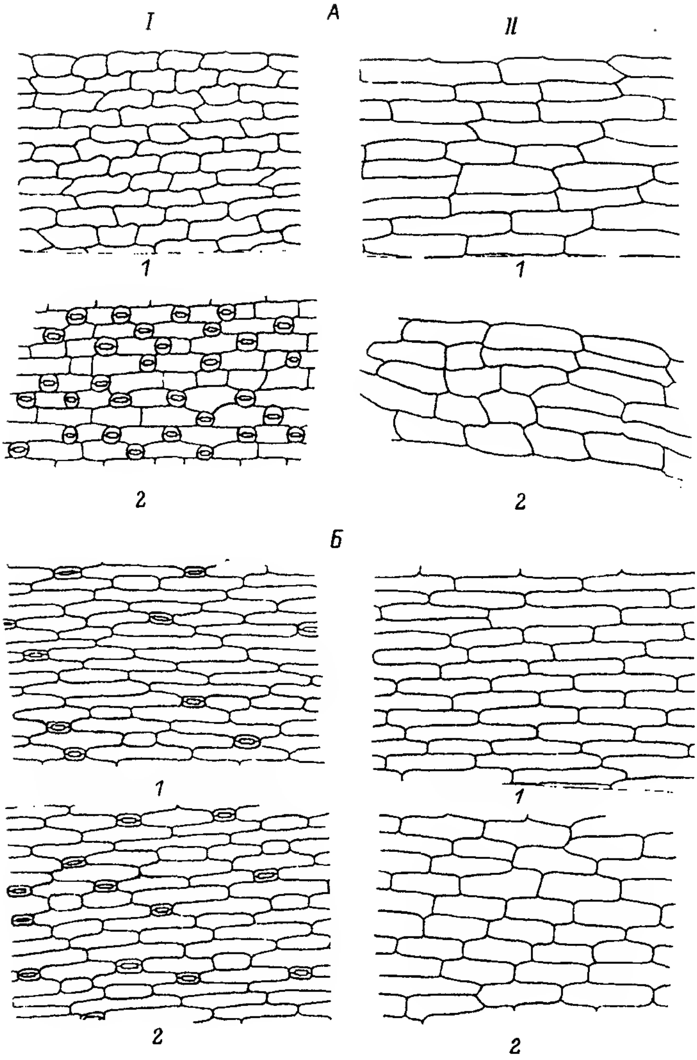


Рис. 1. Строение эпидермы пластинки листа (*I*) и чешуи луковицы (*II*) у *Hymenocallis speciosa* (*А*), *H. littoralis* (*Б*), *H. calathina* (*В*).

1 — эпидерма верхней поверхности, *2* — эпидерма нижней поверхности.

вытянутую форму, различаются по длине, а также по соотношению длины и ширины. У изученных нами видов рода *Hymenocallis* клетки эпидермы листа в плане различаются по форме: у *H. littoralis* они удлиненные, веретеновидные, суженные к концам, тогда как у *H. speciosa* — четырехугольные, слегка расширенные к концам (рис. 1, *А*, *Б*). Даже в одном листе форма клеток эпидермы различная. Кутикула хорошо развита, с поперечной полосатостью на каждой клетке.

Хлоренхима представлена паренхимными клетками, заполняющими пространство между верхней и нижней эпидермами (рис. 2).

Число проводящих пучков 30—40, они расположены в одном ряду, при этом крупные пучки принадлежат центральной жилке, а при движении от нее к обеим сторонам пластинки листа размеры проводящих пучков уменьшаются (рис. 3).

Полостей между пучками у *H. littoralis* и *H. speciosa* не обнаружено, тогда как у *H. calathina* полости четко видны. У старых листьев полости иногда имеют вид узких

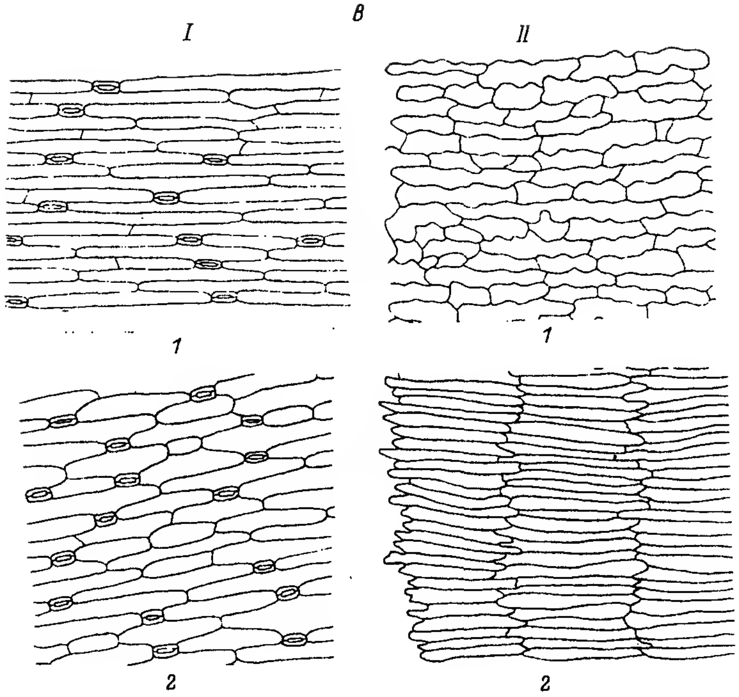


Рис. 1 (*продолжение*).

щелей. Кроме того, у всех видов с обеих сторон центральной жилки расположены обширные полости, в которых накапливается слизь, стекающая в луковицу (рис. 2, *е*). В работе Arroyo и Gutler (1984) указано на отсутствие в пластинке листа колленхимы. По нашим данным, у *H. littoralis* колленхима ясно выражена с нижней стороны листа под главной жилкой (рис. 2, *А*, *ж*).

Цветонос. У подавляющего числа видов *Hymenocallis* цветонос сплюснутый, с заостренными (*H. amancaes*) или тупыми (*H. macleana*) краями, зеленый (*H. calathina*) или сизоватый (*H. speciosa*); клетки эпидермы изодиаметрические, с толстой кутикулой. Лишь у 2 сравнительно недавно описанных видов из Мексики (*H. nayaritiana* T. M. Howard и *H. baumii* Ravena) цветонос округлый. Колленхима сосредоточена у заостренных краев. Размер цветоноса варьирует в зависимости от вида, возраста растения и условий произрастания. Форма цветоноса является хорошим видовым признаком.

Соцветие — цимоидный зонтик с немногочисленными (у *H. harrisiana* — 1—3, у *H. calathina* — 4) или многочисленными (у *H. littoralis* — 8—11) цветками. Количество цветков изменяется с возрастом растения и зависит от условий произрастания. Однако с учетом всего сказанного этот признак может быть использован для разграничения видов.

Размер крыла сильно варьирует и вряд ли может служить видовым признаком.

Цветок у *Hymenocallis* актиноморфный, с хорошо выраженной трубкой околоцветника и сегментами, размер которых варьирует у разных видов, но также зависит от возраста и условий произрастания. Окраска цветков белая, за редким исключением (например, у *H. amancaes* Nichols. из Перу она ярко-желтая). Цветки всех видов *Hymenocallis* весьма декоративны, имеют приятный и довольно сильный запах. Таксономическое значение имеют размер и форма стаминальной чаши. Она может быть воронковидной (*H. littoralis*, *H. calathina*), колесовидной (*H. bistubata* Herb.), с прямым (*H. caribaea* (L.) Herb.) или распростертым (*H. harrisiana* Herb.) краем. При

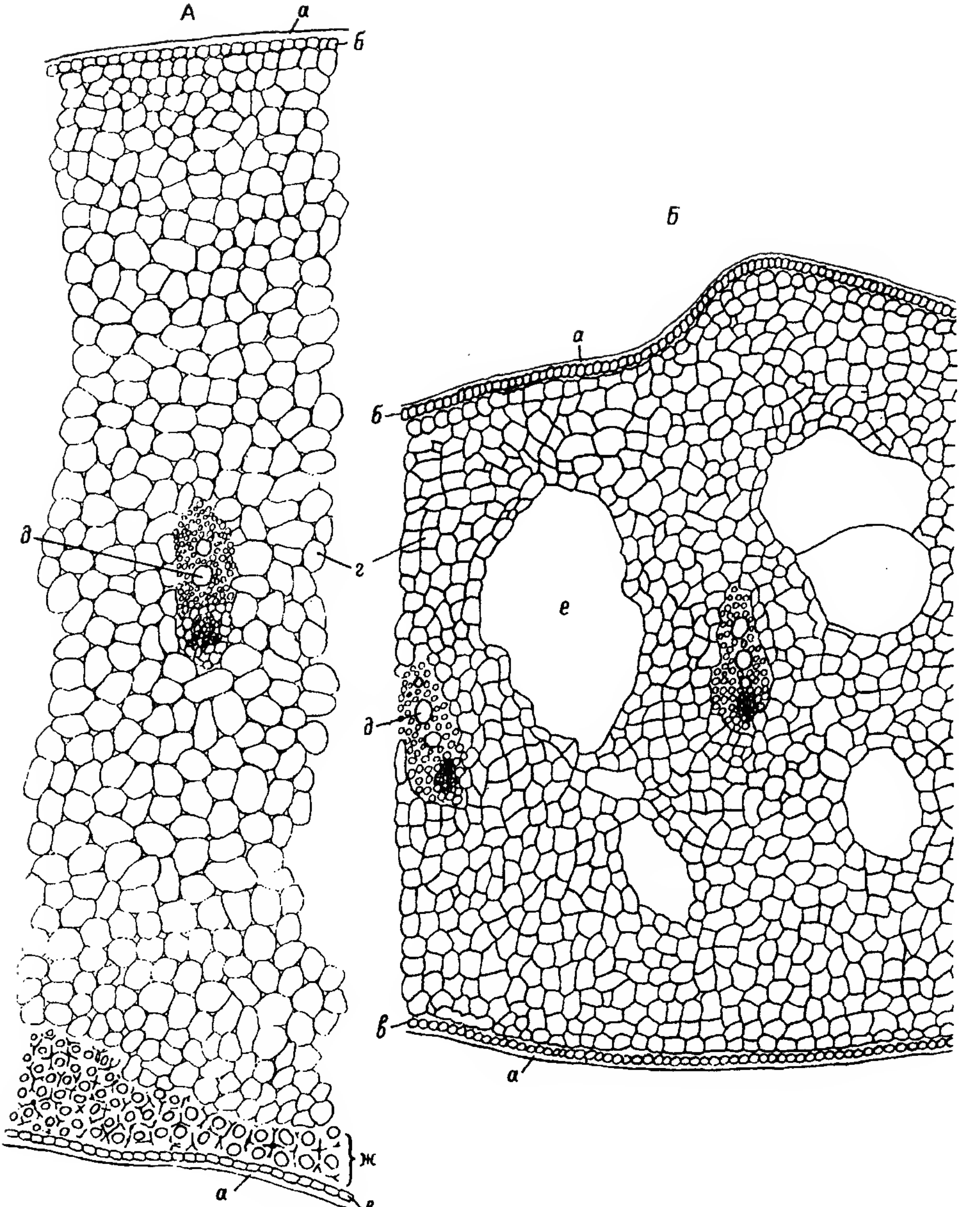


Рис. 2. Поперечный срез части пластинки листа *Hymenocallis littoralis* (*А*) и *H. calathina* (*Б*).

а — кутикула, *б* — верхняя эпидерма, *в* — нижняя эпидерма, *г* — хлоренхима, *д* — проводящий пучок, *е* — полость со слизью, *ж* — колленхима.

этом край может быть цельным (*H. arenicola* Northrop) или зубчатым (*H. littoralis, H. speciosa*). У ряда видов у основания чаши наблюдается трубчатая часть (*H. horsmanni*), переходящая выше в расширенную воронко- или колесовидную (рис. 4).

Тычиночные нити над чашей прямые или изогнутые, причем если чаша длинная, то свободные концы тычинок короткие, а если чаша короткая, то они длинные.

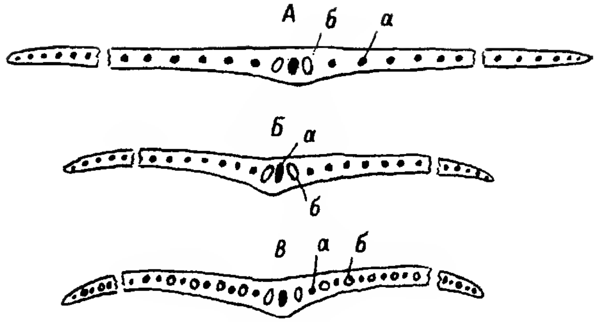


Рис. 3. Расположение проводящих пучков в пластинке листа *Hymenocallis littoralis* (*А*), *H. speciosa* (*Б*), *H. calathina* (*В*).

а — проводящие пучки, *б* — полости.

Пестик состоит из трехгнездной завязи и нитевидного столбика с головчатым рыльцем. Семяпочек в гнезде от 1—2 до многих, но семян образуется 1—2.

Плод и семя. Плод у *Hymenocallis* — ягодовидная коробочка, с очень тонким высыхающим околоплодником, вскрывающаяся произвольными трещинами при набухании и прорастании семян. Семена у исследованных нами видов прорастают вскоре после созревания, иногда еще в неопавших с цветоноса плодах; они зеленоватые, с сизым налетом, крупные, округлые, часто угловатые (если их несколько в плоде и они сдавливают друг друга).

Представителям рода *Hymenocallis*, особенно видам, произрастающим в Мексике, свойственна полиэмбриония, когда в одном семени образуется несколько жизнеспособных зародышей, развивающихся в нормальные растения. Полиэмбриония наблюдалась рядом авторов, описавших это явление у 6 мексиканских видов (Traub, 1966; Newton, 1985; Артюшенко, Николаева, 1989).

Строение и развитие луковицы. Зрелая (цветущая) луковица *H. calathina* почти округлая, 5.5×5 см, вверху переходит в шейку (до 26 см дл.). Луковица в конце вегетационного периода состоит из 10—12 запасающих чешуй, из которых 1—2 наружные, наполовину отмершие, остальные полноценные сочные, мясистые. В конце

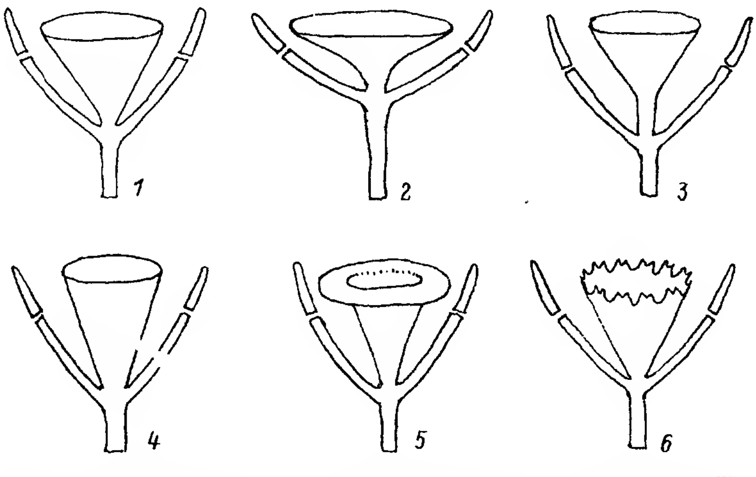


Рис. 4. Форма стаминальной чаши и характер ее края у видов рода *Hymenocallis*.

Форма: *1* — воронковидная (*H. calathina*), *2* — колесовидная (*H. bistubata*), *3* — с трубочкой у основания (*H. horsmanni*); край: *1*—*5* — цельный, *4* — прямой (*H. caribaea*), *5* — распростертый (*H. harrisiana*), *6* — зубчатый (*H. speciosa*).

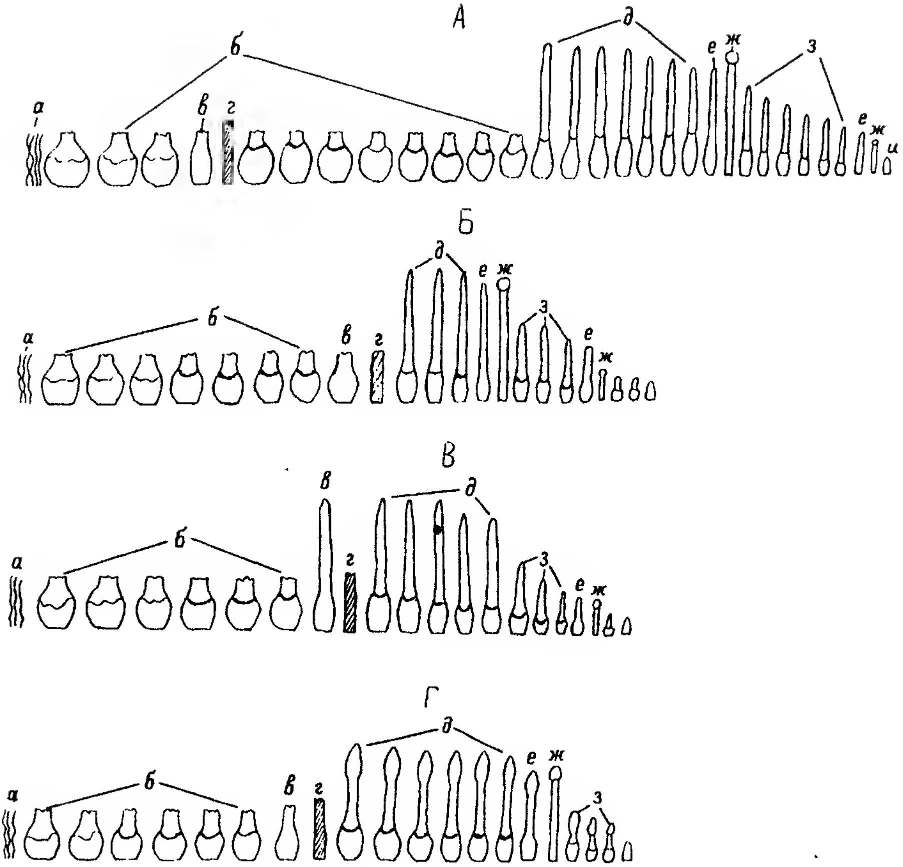


Рис. 5. Строение луковицы у видов рода *Hymenocallis*.

А — *H. calathina*, *Б* — *H. harrisiana*, *В* — *H. littoralis*, *Г* — *H. speciosa*. *а* — отмершие чешуи, *б* — живые чешуи с замкнутым основанием, *в* — чешуя с незамкнутым основанием, *г* — отмерший цветонос, *д* — ассимилирующие листья с замкнутым основанием, *е* — лист с незамкнутым основанием, *ж* — цветонос с цветками, *з* — молодые листья, цветонос, *и* — конус нарастания.

вегетации растение сбрасывает часть листовых пластинок (в конце августа—начале сентября), и новые листья появляются лишь в марте.

В направлении к середине луковицы чешуи в количестве 6—8 уменьшаются в размере и несут зеленые листья, из которых 2—3, расположенные в самом центре, не полностью развиты. Один из молодых листьев с незамкнутым основанием несет в пазухе цветонос. За ним располагается еще один молодой лист с замкнутым основанием, повернутым спинной стороной к цветоносу, что свидетельствует о симподиальном ветвлении побега (Артюшенко, Щепак, 1982). В центре луковицы формируются новые бесцветные листовые зачатки и конус нарастания (рис. 5, *А*).

Таким образом, в течение года происходят постепенное отмирание чешуй и листовых пластинок и формирование новых листьев и чешуй: некоторые чешуи отмирают, некоторые листья теряют листовые пластинки, а их базальная часть превращается в запасающие чешуи. В результате общее количество листьев и чешуй остается постоянным.

Луковица *H. harrisiana* 5×5 см, обратнояйцевидная, с короткой (до 2 см) шейкой. 5—6 чешуй развиты нормально, 4 еще не достигли нормального размера, остальные еще не сформированы, несут зеленые пластинки листа. Как и у *H. calathina*, у данного вида в конце августа листовые пластинки отмирают, а новые листья появляются лишь весной (в марте).

У *H. harrisiana* 4 развитых зеленых листа, причем у последнего влагалище незамкнутое и в его пазухе расположен цветонос с цветками. Следующая к центру луковицы чешуя еще не сформирована, равно как и зеленая пластинка листа, расположенная спинной стороной к цветоносу, также не достигает нормального размера. Есть еще 2 зеленых листа размером в половину нормального и меньше, с несформированными чешуями. Далее следуют 2—3 зачатка листьев и конус нарастания (рис. 5, *Б*).

У *H. littoralis* луковица обратнояйцевидная, 3×3.5 см, с короткой (до 2 см) шейкой, несет 4—5 листьев. Она состоит из 6 нормально развитых чешуй, из которых наружная наполовину разрушена. За ними следует незамкнутая чешуя, в пазухе которой расположен цветонос, остальные чешуи, несущие листовые пластинки, постепенно уменьшаются в размере. Листья также уменьшаются в размере и переходят в зачатки листьев. Нормально развитых листовых пластинок 4—5, размер остальных еще не достигает половины длины развитых листьев. На конусе нарастания после заложения зачатка листа с незамкнутым основанием закладывается цветонос, а за ним — новые зачатки листьев (рис. 5, *В*).

У *H. speciosa* 5—6 зеленых листьев. Луковица широкояйцевидная, 5.5×8.5 см, с шейкой (5 см дл.). Листовые пластинки переходят в полукруглый черешок 18—20 см дл., базальная часть которого преобразуется в запасающую чешую. Сформированных чешуй 6, затем следует незамкнутая чешуя, в пазухе которой находится остаток цветоноса. За цветоносом в порядке уменьшения располагаются чешуи, еще не достигшие нормального размера, несущие 7 ассимилирующих листьев на черешках. Последняя из этих чешуй незамкнута, в пазухе ее расположен молодой цветонос. За ним следуют 3—4 новых зачатка с несформированными чешуями и пластинками листьев.

Семена *Hymenocallis* прорастают довольно быстро. У некоторых видов, например у *H. mexicana* (L.) Herb., образовавшаяся луковичка в первый год не имеет зеленых листьев, а остается под землей, и лишь весной над поверхностью почвы появляются 1—2 зеленых листа (Traub, 1966). Из года в год количество листьев увеличивается, пока не достигнет числа, свойственного виду. Лишь после этого растение начинает цвести, и этот цикл повторяется каждый год.

Обсуждение

Объем рода *Hymenocallis*, предложенный Traub (1980), вряд ли можно признать удачным. Выделенная им секция *Elisena* включает в себя 4 слабо изученных вида из Перу и Эквадора, произрастающих в среднем горном поясе. Они характеризуются зигоморфным цветком с короткой воронковидной трубкой околоцветника; цветки поникающие, зеленоватые. Пыльцевые зерна мелкие (P — 28, E — 58), с очень тонкой структурой оболочки. Виды этой группы резко отличаются от видов секций *Hymenocallis* и *Ismene* (Salisb) Baker. Поэтому вполне можно согласиться с тем, что *Elisena* — самостоятельный род.

Секция *Artema* Traub состоит из 2 перуанских видов, произрастающих на высоте 3000 м над ур. м. Цветки у них мелкие, актиноморфные, воронковидно-трубчатые, зеленоватые, поникшие; пыльцевые зерна довольно мелкие (P — 36, E — 65), с тонкой структурой оболочки. Ранее (Velarde, 1949) эти 2 вида были включены в новый род, описанный как *Pseudostenomesson* Velarde.

Что касается вида *Hymenocallis quitoensis*, то о нем можно сказать следующее. Пыльца у него очень крупная (P — 79.65, E — 122.65), аурикулятная. У всех других видов секций этого рода нет явно выраженной аурикулятности, но экваториальная поверхность экзины отличается от грубой, сетчатой поверхности основного тела пыльцы. Эти экваториальные «колпачки» Meerow и Dehgan (1985) расценивают как рудиментальные гомологи аурикулятности *H. quitoensis*. При решении вопроса о таксономическом положении этого вида в роде *Hymenocallis* следует привлечь данные по морфологии и анатомии вегетативных органов; эти данные могут оказаться решающими. К сожалению, живых или гербарных образцов этого вида нет в нашей коллекции, поэтому провести исследования подобного рода было невозможно.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Щепак А. В. Ветвление побега у представителей семейства *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 8. С. 1074—1083.

Артюшенко З. Т., Николаева А. Ф. Два типа семенного размножения у *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 7. С. 972—976.

Arroyo S. C., Cutler D. F. Evolutionary and taxonomic aspects of the internal morphology in *Amaryllidaceae* from South America and southern Africa // Kew Bull. 1984. Vol. 39. N 3. P. 467—498.

Baker J. G. Handbook of the *Amaryllidaceae*. London, 1888. 216 p.

Flory W. F. Distribution, chromosome numbers and types of various species and taxa of *Hymenocallis* // Nucleus. 1976. Vol. 19. P. 204—227.

Flory W. F. Known distribution of *Hymenocallis* Salisbury in North and Middle America and the West Indies // Plant Life. 1978. Vol. 34. P. 47—59.

Meerow A. W., Dehgan B. The auriculate pollen grain of *Hymenocallis quitoensis* Herb. (*Amaryllidaceae*) and its systematic implications // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72. N 4. P. 540—547.

Newton G. Hymenocallis from seed // Herbertia. 1985. Vol. 41. P. 83—85.

Sealy J. R. Review of the genus *Hymenocallis* // Kew Bull. 1954. N 2. P. 201—240.

Traub H. P. Key to the subgenera, alliances and species of *Hymenocallis* // Plant Life. 1962. Vol. 18. P. 55—72.

Traub H. P. Polyembryony in *Hymenocallis* // Plant Life. 1966. Vol. 22. P. 49—51.

Traub H. P. Section and alliances in genus *Hymenocallis* // Plant Life. 1980. Vol. 36. P. 46—49.

Velarde M. O. Pseudostenomesson, un nuevo genero de Amaryllidaceos // Rev. Cienc. (Lima). 1949. Vol. 51. P. 47—51.

Zavada M. S. Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures // Bot. Rev. 1983. Vol. 49. P. 331—379.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 20 VI 1994

SUMMARY

Morphological and anatomical characters of the leaf and bulbs which are potential for the systematics of the genus are evaluated.

УДК 581.11 : 581.526.53

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© Н. И. Бобровская

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВОДЫ ДОМИНАНТАМИ СУХИХ И ПУСТЫННЫХ СТЕПЕЙ

N. I. BOBROVSKAYA. ON THE EFFICIENCY OF THE WATER UTILIZATION BY DOMINANTS OF DRY AND DESERT STEPPES

Проведено сравнительное изучение продуктивности использования степными растениями воды, необходимой для создания 1 г сухого вещества. Большая часть исследованных видов — представители тех родов, которые формируют растительный покров степей: *Stipa*, *Cleistogenes*, *Artemisia*, *Caragana*, *Agropyron*, *Allium* и др. У сухостепных и пустынно-степных видов центральноазиатских степных сообществ

обнаружены высокий транспирационный коэффициент и его большие погодичные флуктуации. Определены наиболее и наименее эффективно использующие воду растения.

Характер водного режима растений, произрастающих в условиях засушливого климата, в большой степени отражается на количестве продуцируемой ими надземной фитомассы. Специфика водообмена степных растений Центральной Азии была подробно изучена на доминантных видах типичных сообществ сухих и пустынных степей Монголии (Бобровская, 1991, 1994). В центральноазиатских степях самые суровые климатические условия во всей степной зоне, в подзоне же пустынных степей наблюдается наиболее глубокая степень ксерофитизации. Степи формировались в условиях дефицита влаги (осадков в сухих степях — 240, в пустынных — 117 мм в год), жаркого лета и чрезвычайно холодных малоснежных зим. Осадки выпадают неравномерно, более 80 % их количества приходится на весенне-летний период. Сезон вегетации здесь более короткий, чем, например, в причерноморско-казахстанских степях (Борисова и др., 1987).

И сухие степи Средней Халхи, и пустынные степи Северной Гоби расположены приблизительно на высоте 1300 м над ур. м., а остепненные пустыни Заалтайской Гоби, где изучались степные (пустынно-степные) компоненты сообщества, — на высоте 1700 м над ур. м. (осадки — 120 мм в год).

В условиях сухих степей Средней Халхи исследования осуществлялись в ковыльно-холоднополынно-житняково-змеевковом с караганами сообществе (Caragana stenophylla + C. microphylla + C. pigmaea—Cleistogenes squarrosa + Agropyron cristatum + Artemisia frigida + Stipa krylovii). В пустынных степях Северной Гоби объектами изучения служили доминантные виды холоднополынно-змеевково-ковылькового с караганами сообщества (Caragana leucophloea—Stipa gobica + Cleistogenes songorica + Artemisia frigida), находящегося на подгорной равнине хр. Гурван-Сайхан.

Помимо этого были изучены степные (пустынно-степные) виды — содоминанты луково-ковыльково-баглурового сообщества Заалтайской Гоби (Anabasis brevifolia + + Stipa glareosa + Allium polyrrhizum), которое ботанико-географы (Евстифеев, Рачковская, 1976) относят к подзоне остепненных пустынь.

Наши исследования (Бобровская, 1991, 1994) показали, что в условиях центральноазиатских степей водный режим доминантных видов отличается особой напряженностью. Характерная черта почти всех степных растений — способность менять содержание воды в листьях в широком диапазоне. Особенно резко это проявилось у растений пустынных степей Северной Гоби, где в период длительной засухи оно опускалось до рекордно низких даже для степных видов величин.

Доминанты степных сообществ тратят много воды на транспирацию, особенно обитающие на южных пределах распространения степей. Сравнительно низкая оводненность тканей и высокая транспирация в большой степени определяют возникновение в их листьях ощутимого водного дефицита. В экстремальных ситуациях у пустынно-степных видов он опасно приближался к сублетальному дефициту, т. е. к такому, который уже может приводить к повреждению жизнедеятельности листьев (Свешникова, Бобровская, 1980).

Однако, помимо определения характера водного режима степных растений, следовало дать еще и сравнительную оценку продуктивности использования воды теми видами, которые формируют растительный покров степей Монголии. Для этого был рассчитан транспирационный коэффициент, который показывает, какое количество воды тот или иной вид тратит на создание 1 г сухого вещества. При расчетах использованы результаты собственных наблюдений (не менее 2—3 сезонов вегетации в каждой подзоне) за интенсивностью транспирации и содержанием воды в листьях, а также заимствованные из литературы данные по продуктивности надземной фитомассы этих растений (Гордеева и др., 1981; Казанцева и др., 1988). Изучение водного режима и продуктивности проводилось в одних и тех же сообществах.

Важность выявления видов, наиболее и наименее продуктивно использующих

Максимальная и средняя интенсивность транспирации и транспирационный коэффициент у степных растений

Виды	Интенсивность транспирации, мг		Транспирационный коэффициент, г
	максимальная	средняя	
Сухие степи			
Artemisia frigida	970	202	2788
Caragana stenophylla	1220	344	2630
Leymus chinensis	720	196	2269
Allium bidentatum	660	210	2236
Agropyron cristatum	810	192	2005
Cleistogenes squarrosa	960	200	1976
Caragana microphylla	1040	225	1731
Stipa krylovii	1020	152	1404
Пустынные степи			
Allium mongolicum	1000	270	3577
Cleistogenes songorica	1300	540	2900
Allium polyrrhizum	1000	240	2294
Artemisia frigida	1400	370	2073
Stipa gobica	1300	350	1443
Остепненные пустыни			
Allium polyrrhizum	990	150	3963
Ajania fruticulosa	1300	324	3963
Cleistogenes songorica	1090	233	3125
Stipa glareosa	1340	266	2430

влагу в различных природных зонах, признана давно. Первые определения транспирационного коэффициента были проделаны у нас в 30—40-х годах в основном у растений гумидного пояса. Обобщая результаты, полученные к началу 60-х годов, П. А. Генкель (1962) приводит данные о том, что транспирационный коэффициент у разных видов растений варьирует от 300 до 1000 г. Позднее было, например, определено, что у однолетних сельскохозяйственных растений он составляет 300—400 г (Варасова, Шустова, 1969). Согласно данным Л. И. Яговцевой (1975), работавшей в Центральных Каракумах, такие виды, как *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *A. pennata* Trin., для создания 1 г сухого вещества расходуют 2—3 кг воды, осока *Carex physodes* Bieb. — до 4 кг, а вот кустарниковая солянка *Salsola richteri* Kar. ex Litv. — не более 500 г. Ссылаясь на данные различных авторов, П. Крамер и Т. Козловский (1983) утверждают, что в условиях полупустынных территорий транспирационный коэффициент у отдельных видов может достигать 5000 г.

Приведенные нами расчеты транспирационного коэффициента для наиболее типичных степных растений Монголии показывают, что в сухих степях Средней Халхи более всего воды тратит на создание 1 г сухого вещества примитивный полукустарничек *Artemisia frigida* Willd., у которого средняя за 2 года величина транспирационного коэффициента достигала 2800 г (см. таблицу). Почти столько же приходится, расходовать и степному длиннокорневищному кустарнику *Caragana stenophylla* Pojark. Другой вид караганы — корневищный степной кустарник *C. microphylla* Lam. — расходует приблизительно в 1.5 раза меньше. Некоторые злаки — плотнодерновинные *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., длиннокорневищный *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. и плотнодерновинный лук *Allium bidentatum* Fisch. ex Prokh. — по величине транспирационного коэффициента находятся между 2 упомянутыми видами караган. Самые низкие затраты воды наблюдаются у ковыля *Stipa krylovii* Roshev. — чуть больше 1400 г.

В среднем же виды, доминирующие в ковыльно-холоднополынно-житняково-змеевковом с караганами сообществе и составляющие более 80 % его надземной фитомассы, в процессе создания 1 г сухого вещества тратят чуть больше 2200 г воды.

В пустынных степях, расположенных южнее и более бедных по видовому составу, в качестве объектов изучения были выбраны 5 видов, которые, так же как и в предыдущем сообществе, являются основными производителями фитомассы. В пустынной степи Северной Гоби стрессовая комбинация неблагоприятных факторов выражена сильнее, чем в сухих степях Средней Халхи. Об этом отчетливо свидетельствует величина радиационного индекса сухости, составляющая здесь 7.8 (в сухой степи, где проходили наши исследования, он достигал 2.7) (Береснева, 1981, 1984).

Оказалось, что в среднем пустынно-степные виды тратят несколько больше воды, чем доминанты сухих степей (2460 г). Среди них выделяется *Allium mongolicum* Regel — многолетнее рыхлодерновинное растение, чей транспирационный коэффициент достигает 3577 г. Несколько ниже он у *Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi (который здесь сменяет *C. squarrosa*), широко представленного в подзоне сухих степей. Достаточно близкими оказались величины этого коэффициента у 2 видов, относящихся к различным жизненным формам, — у полукустарничка *Artemisia frigida* и плотнодерновинного лука *Allium polyrrhizum* Turcz. ex Regel. Меньше всего воды тратит на образование сухого вещества плотнодерновинный злак *Stipa gobica* Roshev.

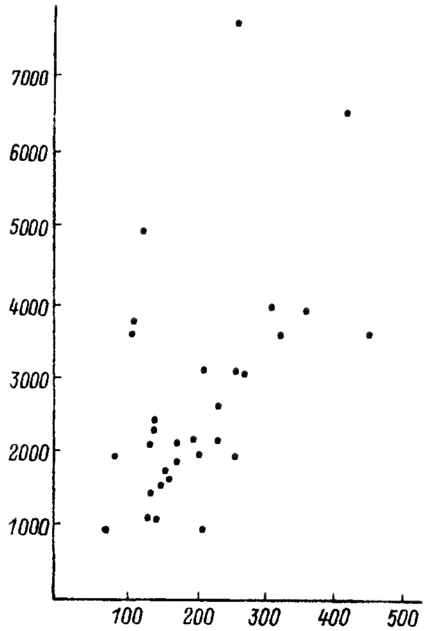
В Заалтайской Гоби на высоте 1700 м над ур. м. (хр. Шинэ-Джинст) в сообществе остепненных пустынь в качестве доминанта выступает пустынный и пустынно-степной полукустарничек *Anabasis brevifolia* C. A. Mey., а содоминантами являются степные (пустынно-степные) виды (см. таблицу).

В целом степные компоненты луково-ковыльково-баглурового сообщества используют для получения 1 г сухой массы в среднем 3620 г воды, при этом более всего воды расходует *Allium polyrrhizum* — около 5000 г. Заметно меньше затрачивают воды примитивный полукустарничек *Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak. и *Cleistogenes songorica*. Как и в 2 других сообществах, наиболее продуктивно использует воду ковыль *Stipa glareosa* P. Smirn.

Итак, судя по результатам наших наблюдений, среднемноголетняя величина транспирационного коэффициента у доминантных видов подзоны сухих и пустынных степей Монголии изменяется в диапазоне от 1400 до 4940 г. Поскольку подавляющее большинство степных растений отличается достаточно чувствительной реакцией на изменения условий водоснабжения (Бобровская, 1991, 1994), у всех видов отмечены заметные погодичные флуктуации транспирационного коэффициента.

Среди всех изученных на зональном профиле степных растений наибольшим колебаниям подвержен транспирационный коэффициент у *Allium polyrrhizum*, произрастающего в остепненных пустынях Заалтайской Гоби: здесь его величина за сезон вегетации изменялась от 1866 до 7671 г. Между тем у этого же вида, наблюдения за которым проводились на подгорной равнине хр. Гурван-Сайхан (пустынная степь), эти колебания проходили в более узких пределах — от 2100 до 2488 г. Значительно меньшим изменениям подвержена величина транспирационного коэффициента у другого представителя этого рода — *A. bidentatum* (сухая степь): погодичные флуктуации оказались сравнительно небольшими — 2157—2316 г, т. е. по этому показателю *A. bidentatum* среди других видов отличается, пожалуй, наибольшей стабильностью.

Несмотря на сравнительно невысокие траты воды при создании сухого вещества *Stipa krylovii* (сухая степь), они в зависимости от погодных условий конкретного года варьировали от 1140 до 1668 г. Еще бо́льшим изменениям подвержен транспирационный коэффициент у *S. gobica* (пустынная степь) — 928—1956 г. Большими оказались они и у *S. glareosa* — содоминанта луково-ковыльково-баглурового сообщества, — 1957—3757 г. Среди кустарников существенное варьирование транспирационного коэффициента по годам отмечено у *Caragana stenophylla* (1675—3585 г), а у полукустарничка *Artemisia frigida* эти колебания были еще выше — 1065—3081 г.



Зависимость транспирационного коэффициента от интенсивности транспирации.

По оси абсцисс — транспирационный коэффициент, г; по оси ординат — интенсивность транспирации, г/г·ч.

Таким образом, степные растения оказались различными не только по величине транспирационного коэффициента, но и по его вариабельности. Расчеты показали, что по его величине заметно различаются представители одного и того же рода. Это можно проследить на примере 2 видов караган, широко представленных в сухих степях Средней Халхи и произрастающих совместно. В ранжированном ряду растений, составляющих основу ковыльно-холоднополынно-житняково-змеевкового с караганами сообщества, большая часть изученных видов по этому показателю расположена между 2 видами караган. Большое различие величин и реакций на изменения условий водоснабжения наблюдалось и у представителей рода *Allium*.

Не удалось обнаружить какой-либо отчетливой связи между количеством расходуемой на создание сухого вещества воды и жизненной формой. С одной стороны, близкие величины транспирационного коэффициента имеют виды, относящиеся к различным жизненным формам; с другой стороны, растения одной жизненной формы зачастую наиболее сильно различаются по величине транспирационного коэффициента.

При изучении особенностей водного режима степных растений интересно было выяснить, в какой степени количество воды, расходуемое на создание сухого вещества, связано с интенсивностью транспирации. Для этого был построен график зависимости транспирационного коэффициента от величины интенсивности транспирации (см. рисунок). Из рисунка следует, что наблюдается хорошо выраженная тенденция к увеличению транспирационного коэффициента при возрастании интенсивности транспирации, что, впрочем, неудивительно, так как последняя используется в качестве одного из параметров при расчете транспирационного коэффициента. Однако на рисунке видно, что одной и той же величине интенсивности транспирации соответствуют самые различные величины транспирационного коэффициента. Таким образом, утверждать, что существует прямая зависимость между величиной интенсивности транспирации и транспирационным коэффициентом, достаточно сложно. О том, что между ними отсутствует четкая прямая связь, свидетельствуют и результаты эксперимента с поливом, проведенного в Заалтайской Гоби. К тому времени, когда были начаты наблюдения, полив был произведен приблизительно трижды — 1 раз в 10 дней из расчета 20 мм за один полив. Оказалось, что интенсивность транспирации *Stipa gobica* в условиях полива по сравнению с контролем возросла в 1.5 раза, а продуктивность — в 7 раз.

Таким образом, даже предварительное сопоставление не позволяет утверждать, что существует четко выраженная прямая зависимость между интенсивностью транспирации и величиной транспирационного коэффициента. Бесспорно, при выявлении факторов, влияющих на размер транспирационного коэффициента, следует учитывать и различия в фотосинтетических способностях того или иного растительного организма. Однако и здесь четкие связи можно будет обнаружить, пожалуй, не всегда.

Приведем лишь один пример, сопоставив 2 злака, произрастающих в сухих степях Средней Халхи, — *Agropyron cristatum* и *Leymus chinensis*. У этих видов средняя за все время наблюдений интенсивность транспирации оказалась практически одинаковой, а интенсивность фотосинтеза у *Leymus chinensis* — в 1.5 раза выше (Слемнев, 1988). Тем не менее продуктивность использования воды последним оказалась значительно меньше. Впрочем, в задачу настоящей работы не входило подробное выявление факторов, влияющих на эффективность использования воды степными растениями, это предмет будущих нубликаций.

На основании проделанных исследований нам необходимо было определить способность степных растений этого сектора Палеарктики продуктивно использовать воду, а также ранжировать доминантные виды по этому признаку. Полученные сведения важны для характеристики функционирования степных растений, поскольку изученные виды произрастают в самых суровых условиях во всей евразиатской степной области и данные по этому вопросу отсутствуют. К тому же следует учитывать, что наблюдения проводились за представителями тех родов, которые составляют основу растительных сообществ на обширной территории степей Евразии.

Результаты наших наблюдений показали, что доминанты сообществ сухих и пустынных степей Монголии при создании сухого вещества тратят большое количество воды — в среднем более 2500 г воды на 1 г сухого вещества. Судя по среднемноголетним величинам, наиболее эффективно используют воду ковыли, наименее эффективно — пустынно-степные луки. В отдельные годы для создания 1 г сухой массы они тратят более 7000 г воды; пожалуй, это самая низкая продуктивность использования воды растением. Оказалось, что в большинстве случаев степные виды отличаются значительными погодичными функциями размеров транспирационного коэффициента, что хорошо согласуется с данными о лабильности водного режима степных растений, которая, бесспорно, способствовала широкому распространению степных сообществ в пределах евразиатского материка.

В целом исследования водного режима были проделаны в рамках работ Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции. Завершена работа по изучению эффективности использования воды степными растениями при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Береснева И. А. Климат пустынно-степного стационара // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Л., 1981. С. 7—12.

Береснева И. А. Климат // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л., 1984. С. 52—58.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. Л., 1991. 152 с.

Бобровская Н. И. О различиях в приспособлении к засухе у доминантов степных и пустынных фитоценозов Монголии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 91—99.

Борисова И. В., Попова Т. А., Буевич З. Г. Фенология степных сообществ Монголии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2. С. 177—190.

Варасова Н. Н., Шустова А. П. Физиология растений. Л., 1969. 223 с.

Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., 1962. 535 с.

Гордеева Т. К., Казанцева Т. И., Даважамц Ц. Продуктивность // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Л., 1981. Ч. 2. С. 166—172.

Евстифеев Ю. Г., Рачковская Е. И. К вопросу о взаимосвязи почвенного и растительного покрова в южной части МНР // Структура и динамика основных экосистем МНР. Л., 1876. С. 125—144.

Казанцева Т. И., Гордеева Т. К., Даважамц Ц. Продуктивность // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л., 1988. С. 146—155.

Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный режим // Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Л., 1980. Ч. 1. С. 125—136.

Слемнев Н. Н. Фотосинтез // Сухие степи Монгольской Народной Республики. Л., 1988. С. 6—31.

Яговцева Л. И. Водный режим растений Центральных Каракумов // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск, 1975. С. 182—188.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 27 IX 1995

SUMMARY

The transpiration coefficient dased upon the data on the intensity of transpiration, water content in leaves and the value of above ground phytomass has been calculated. The dominant species of the most typical communities of dry and desert steppes were studied. It appeared that steppe plants utilise on average 2500 g of water to build 1 g of dry substance. The value of transpiration coefficient in some species in stress situation reaches 7000 g. Almost all the species have significant annual fluctuations of this index.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.683.2

© В. И. Дорофеев

РОД *CARDARIA* (*BRASSICACEAE*) ВО ФЛОРЕ КАВКАЗА

V. I. DOROFEEV. GENUS *CARDARIA* (*BRASSICACEAE*) OF THE CAUCASUS FLORA

Род *Cardaria* представлен на Кавказе 3 видами. *C. propinqua* и *C. draba* достаточно часто встречаются как на российском Кавказе, так и в Закавказье, *C. chalepensis* произрастает только за пределами Большого Кавказского хр.

Выделение *Cardaria* Desv. из рода *Lepidium* L. было связано со своеобразным строением стручочка. Однако позже наряду с видами, имеющими сердцевидный плод, в этот род были включены виды с круглыми стручочками (*C. chalepensis* (L.) Hand.-Mazz., *C. pubescens* (C. A. Mey.) Jarm., *C. repens* (Schrenk) Jarm.). Следует отметить, что другие особенности, а именно компактность соцветия, невскрываемость и незначительная вздутость зрелых плодов, могут быть связующими признаками видов этого рода, находящегося в очень близком родстве с *Lepidium*. Род включает в себя 2 секции — *Cyclocarpae* V. I. Dorof. sect. nov. (виды с круглыми стручочками) и *Cardaria* sect. nov. (виды с сердцевидными стручочками).

Районирование Кавказа приводится согласно «Проекту „Конспект флоры Кавказа"» (Меницкий, 1991).

Cardaria Desv.
1814, Journ. Bot. Paris, 3 : 163

Typus: *C. draba* (L.) Desv.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Стеблевые листья сидячие, с ушками .... 2.
+ Стеблевые листья сидячие, без ушек .... 2. *C. propinqua*.
2. Стручочки округлые, со слегка оттянутыми основанием и верхушкой или круглые .... *C. chalepensis*.
+ Стручочки сердцевидные, с сердцевидным основанием и оттянутой верхушкой . . .. 3. *C. draba*.

Sect. 1. Cyclocarpae V. I. Dorof. sect. nov. — Siliculae rotundae.

Typus: *C. chalepensis* (L.) Hand.-Mazz.

В представленной секции объединены виды с круглыми стручочками. Помимо *C. chalepensis*, в секцию входят центральноазиатские виды *C. pubescens* (C. A. Mey.) Jarm. и *C. repens* (Schrenk.) Jarm.

1. *C. chalepensis* (L.) Hand.-Mazz. 1913, Ann. Naturhist. Hofmus. Wien, 27 : 55. — *Lepidium chalepense* L. 1756, Cent. Pl. 2 : 25. — *L. boissieri* N. Busch, 1939, Фл. СССР,

8 : 651, 505. — *Cardaria boissieri* (N. Busch) Soó, 1966, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 12, 3-4 : 362.

Описан с Востока: «in Oriente».

ЦЗ: Карт.-Ю.Ос., Лори; ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Сев., Нах. — Указан для ЮЗЗ: Месх. (Лачашвили, 1979 : 198), Джав.-В. Ахур. (Гроссгейм, 1950 : 117); ЮЗ: Ерев. (Аветисян, 1966 : 275).

Юго-Зап. (Сирия, Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Ср., Вост. (Китай) Азия; Сев. Америка (заносное).

Гербарный материал с сопредельных территорий Юго-Западной Азии и микрофиши линнеевского гербария (LINN/824.20) показали полную идентичность этого вида с описанным Н. А. Бушем (1939) *Lepidium boissieri*. Попытки объединить *C. draba* и *C. chalepensis* в один вид на правах подвидов (Hedge, 1965, 1968) представляются сомнительными, поскольку эти виды четко обособляются по морфологии плодов.

Из Северной Америки в коллекциях LE имеются 2 гербарных листа: 1) U.S.A., California, Isleton, River Levee, 14 IV 1933, Lewis S. Rose; 2) Canada, Alberta, 0.25 mile south of Hillspring, along westside and in pasture, 25 VII 1961, N 2612, G. A. Mulligan, J. Sexsmith.

Sect. 2. Cardaria sect. nov. — Siliculae cordatae.

2. *C. propinqua* (Fisch. et C. A. Mey.) N. Busch, 1948, Фл. Грузии, 4 : 321. — *Lepidium propinquum* Fisch. et C. A. Mey. 1838, Bull. Soc. Nat. Moscou, 4 : 378. — *Cardaria draba* subsp. *chalepensis* auct.: J. Hedge, 1965, Fl. Turkey, 1 : 286; J. Hedge, 1968, Fl. Iran. 57 : 76.

Описан из Вост. Закавказья. Typus: «Helenendorf, 1836, Hohenacker» (LE!).

ЦК: В. Тер.; ВК: Кубин.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах. — Указан для ВК: Ассо-Арг. (Гроссгейм, 1950 : 116), Ман.-Самур. (Галушко, 1980 : 28); ЗЗ: Рион.-Квир. (Лачашвили, 1979 : 199); ЦЗ (Гроссгейм, 1950 : 116): Триал.-Н.Карт., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек. (Лачашвили, 1979 : 199); ЮЗЗ: Джав.-В.Ахур. (Лачашвили, 1979 : 199); ЮЗ: Сев. (Аветисян, 1966 : 275), Занг. (Аветисян, 1966 : 275), Мегр.-Зан. (Аветисян, 1966 : 275), Ю.Караб. (Гроссгейм, 1950 : 116).

Вост. Европа (заносное); Юго.-Зап. ((?) Турция, (?) Иран) Азия.

C. propinqua имеет стручочки не совсем четкой сердцевидной формы, однако его следует относить именно к этой секции, поскольку основание плода плоское, а верхушка вытянутая.

Предпринятая J. Hedge (1965, 1968) попытка сведения *C. propinqua* в синонимы к *C. draba* subsp. *chalepensis* (L.) O. E. Schulz при явной их обособленности по морфологии плода, листьев и характеру опушения, очевидно, явилась результатом отсутствия у монографа достоверного материала. К сожалению, это обстоятельство затруднило определение южной и восточной границ ареала *C. propinqua*.

3. *C. draba* (L.) Desv. 1814, Journ. Bot. Paris, 3 : 163. — *Lepidium draba* L. 1753, Sp. Pl.: 645.

Описан из Европы: «in Germania, praesertum Austria, Gallia, Italia».

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп.-Теб.; ЦК: В.Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н.Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В.Ахур.; ЮЗ: Сев., Дар., Нах., Занг., Ю.Караб.; Т. — Указан для ЗК: Бело.-Лаб. (Гроссгейм, 1950 : 116); ЦК: В.Тер. (Гроссгейм, 1950 : 116); СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Гроссгейм, 1950 : 116); ЗЗ: (Гроссгейм, 1950 : 116): Инг.-Рион., Рион.-Квир.; ЦЗ (Гроссгейм, 1950 : 116): Триал.-Н.Карт., Лори; ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1950 : 116); ЮЗЗ: Араг. (Аветисян, 1966 : 275); ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1950 : 116), Мегр.-Зан. (Аветисян, 1966 : 275).

Европа; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Сев. Африка; Сев. Америка (заносное); Австралия (заносное).

Несомненно, *C. draba* самый широко распространенный вид рода *Cardaria*. Вызывает некоторое сомнение общее распространение вида, в особенности в той его части, которая касается Юго-Западной Азии. Коллекция гербария по этим районам, за исключением Кавказа, в LE очень бедна. В литературных источниках (Hedge, 1965, 1968) цитируются гербарные листы без разделения информации по принятым в них подвидам (*C. draba* subsp. *draba* и *C. draba* subsp. *chalepensis*), кроме того, *C. propinqua*, как уже отмечалось, сведен в этих источниках в синонимы к *C. draba*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Сем. 2. *Brassicaceae* (*Cruciferae*), Крестоцветные // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 61—301.

Буш Н. А. Сем. LXX. Крестоцветные — *Cruciferae* B. Juss. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 8. С. 14—629.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Т. 2. Ростов-на-Дону, 1980. 352 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 2-е изд. М.—Л., 1950. 333 с.

Лачашвили И. Я. *Cardaria* Desv. // Флора Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 195—199.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Hedge J. 15. *Cardaria* // Flora of Turkey. Edinburgh, 1965. T. 1. P. 285—286.

Hedge J. 27. *Cardaria* // Flora Iranica. Graz, 1968. Liefg. 57. P. 75—77.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 XI 1995

УДК 582.669.2

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) С КАВКАЗА

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM THE CAUCASUS

Описан новый вид *Silene lipskyi* sp. nov. с Центрального Кавказа.

При изучении материала по *Silene humilis* C. A. Mey. оказалось, что он явно неоднороден. Растения с Центрального Кавказа выделяются значительно большей по длине и ширине чашечкой. Впервые это было отмечено еще В. И. Липским (1900), который написал заметку к эксикатным образцам, собранным на горе Казбек. При просмотре образцов, находившихся в распоряжении Липского (сборы Н. Десулави с горы Казбек и И. Я. Акинфиева с ледника Малиевского), выявлен ряд дополнительных признаков, отличающих центральнокавказскую популяцию от других. Листья этих растений (включая самые молодые) зеленые, опушенные только железистыми волосками, в то время как у других экземпляров *S. humilis* листья сизоватые, покрытые нежелезистыми волосками или (реже) с примесью железистых, которые, однако, маскируются (особенно на молодых листьях) нежелезистыми волосками. Кроме того, чашечка растений с Центрального Кавказа обладает относительно слабой пигментацией в отличие от сильно пигментированных (темно-фиолетовых) чашечек у экземпляров из других частей ареала *S. humilis*. Константность признаков центральнокавказской популяции подтверждается относительно недавними сборами В. М. Примы (1971 г.) из Ингушетии.

Таким образом, можно считать доказанным существование на Центральном Кавказе особой, отличающейся от *S. humilis* расы, которая описывается здесь в качестве нового вида. Этот вид назван в память российского ботаника В. И. Липского, изучавшего флору Кавказа и впервые отметившего обособленность данных растений.

Silene lipskyi Lazkov sp. nov. — Planta herbacea, perennis. Radix 3—4 mm crassa, caulibus rhizomatiformibus radicantibus praedita. Caules floriferi 5—10 cm lg., decumbentes, in parte superiore adscendentes, a basi ramosi, pilis simplicibus et glandulosis tecti. Folia 5—10 mm lg., 3—6 mm lt., obovata vel subspathulata, obtusa, versus basin angustata, margine subundulata, glanduloso-pubescentia, viridia. Flores in ramorum apicibus singuli vel terni. Bracteae 3—5 mm lg., lanceolatae, herbaceae. Pedicelli 2—4 mm lg. Calyx 16—20 mm lg., 5—6 mm lt., subcylindricus, mox subinflatus, glanduloso pubescens. Petala 20—25 mm lg.; limbus ad 1/3 bilobus; ungues apice auriculati, glabri; paracorollae lobi dentati. Capsula (immat.) 8 mm lg., 5 mm lt., ovoidea. Carpophorum 6—8 mm lg., pilosum.

Typus: Caucasus Centralis, in monte Kazbek, 9000—11 000′, 5 VIII 1898, N. Desoulavy (LE).

Affinitas. A specie proxima *S. humilis* C. A. Mey. calycibus majoribus (16—20 mm lg., 5—6 mm lt., nec 10—14 mm lg., 2—3 mm lt.) differt.

Растение травянистое, многолетнее. Корень 3—4 мм толщ., с корневищеподобными укореняющимися побегами. Цветоносные стебли 5—10 см дл., лежачие, в верхней части приподнимающиеся, от основания ветвистые, покрытые простыми и железистыми волосками. Листья 5—10 мм дл., 3—6 мм шир., обратнояйцевидные или почти лопатчатые, тупые, к основанию суженные, по краю слегка волнистые, железистоопушенные, зеленые. Цветки на верхушках ветвей одиночные или по 3. Прицветники 3—5 мм дл., ланцетные, травянистые. Цветоножки 2—4 мм дл. Чашечка 16—20 мм дл., 5—6 мм шир., почти цилиндрическая, позже слегка вздувающаяся, железистоопушенная. Лепестки 20—25 мм дл.; отгиб до 1/3 раздвоен; ноготки на верхушке ушковидные, голые; доли привенчика зубчатые. Коробочка (незрелая) 8 мм дл., 5 мм шир., яйцевидная. Карпофор 6—8 мм дл., опушенный.

Тип: Центральный Кавказ, на горе Казбек, 9000—11 000′, 5 VIII 1898, Н. Десулави (LE). Изотипы этого вида были изданы в качестве эксикатов «Гербария русской флоры» под № 560.

Паратипы (paratypi). Ледник Малиевский, 10 000′, 23 VII 1894, И. Акинфиев (LE); Ингушетия, верховья р. Шон-Дон, у перевала Сахарис-Мта, на сланцевых осыпях, 18 IX 1971, В. М. Прима (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Липский В. И. Silene humilis C. A. M. // Список раст. Герб. русск. фл. 1900. № 2. С. 97—99.

Биолого-почвенный институт
НАН Кыргызстана
Бишкек

Получено 7 XII 1995

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(261.243-11)

© Н. Н. Цвелев, М. Г. Носкова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ОСТРОВЕ НЕРВА И ДРУГИХ ОСТРОВАХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

N. N. TSVELEV, M. G. NOSKOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE ISLANDS OF THE EASTERN GULF OF FINLAND WITH PARTICULAR REFERENCE TO NERVA ISLAND

Наиболее интересным среди островов Финского залива, посещенных авторами во время летней экспедиции 1995 г., оказался о-в Нерва, значительно удаленный от других островов. На нем найдены новый для науки вид *Crepis czerepanovii*, новый для России вид *Cochlearia danica* и такие редкие для Ленинградской обл. виды, как *Acetosella tenuifolia*, *Potentilla crantzii*, *Plantago urvillei*, *Tripleurospermum maritimum*. Приведено краткое описание растительности этого острова. На других островах Финского залива в качестве интересных находок отмечены *Avenula pratensis*, *Koeleria delavignei*, *Hierochloë hirta*, *Phragmites altissimus*, *Luzula divulgata*, *Empetrum hermaphroditum*, *Myosotis ramosissima*, *Cotoneaster scandinavicus*.

Из островов восточной части Финского залива, посещенных нами во время Комплексной экологической экспедиции Биологического научно-исследовательского института Санкт-Петербургского университета с 19 по 29 июня 1995 г., наиболее интересным оказался маленький (всего 200×300 м) островок Нерва, расположенный в 26 км к северо-северо-востоку от о-ва Мощный. Это всего лишь один выступающий из воды гранитный «лоб», в более высокой северной части которого располагаются маяк с нежилой в настоящее время постройкой. В остальной части острова имеется довольно много понижений, занятых луговинами и болотцами, а в одном из них даже расположен небольшой водоем с водорослями и пресноводным рдестом *Potamogeton berchtoldii*, вероятно, занесенным сюда птицами, так как на других островах встречается лишь близкий ему прибрежный вид *P. pusillus*. При таких небольших размерах острова флора его очень богата: 113 видов сосудистых растений и 15 видов мхов, причем один вид — *Crepis czerepanovii* — оказался новым для науки, другой — *Cochlearia danica* — новым для России и 5 видов еще не указывались для островов залива. Необычное богатство флоры о-ва Нерва при его значительной удаленности от берегов и других островов Финского залива достаточно интересно в ботанико-географическом отношении, и потому стоит привести здесь краткое описание его растительности с указанием всех обитающих на нем видов сосудистых растений и мхов (для краткости фамилии авторов видов не указаны[1]).

Причины разнообразия флоры о-ва Нерва главным образом исторические (вероятно, он относительно рано вышел из вод морского бассейна), однако имеет значение также большое разнообразие растительных сообществ, хотя и занимающих ограниченные участки острова. Луговины, по-разному увлажненные, переходят в болотца и литоральные сообщества каменистого морского побережья, а также в антропогенные сообщества близ построек маяка. В трещинах «лба» обильно растут *Sedum acre*, *Allium schoenoprasum* и *Tripleurospermum maritimum*, создающие очень красочные аспекты. В одной из трещин отмечен редкий для островов папоротник *Cystopteris fragilis*. На наиболее сухих каменистых местах, почти лишенных почвы, рассеянно встречаются *Lerchenfeldia flexuosa*, *Festuca rubra*, *Agrostis capillaris* (=*A. tenuis*), *Galium verum*, *Stellaria graminea*, *Achillea millefolium* s. l., *Campanula rotundifolia*, *Hylotelephium decumbens* (=*H. ruprechtii*), *Luzula multiflora*, *Crepis czerepanovii*, *Potentilla argentea*, *P. intermedia*, *Rumex acetosella* и значительно более редкие *R. tenuifolius*, *Trifolium repens*, *Viola tricolor*. Имеются небольшие группы *Calluna vulgaris*, *Chamerion angustifolium* и *Tanacetum vulgare*, а также несколько кустов *Rosa afzeliana* и *Salix cinerea*. Нередко открытые поверхности «лба» заняты ковриками мхов *Aulacomnium palustre* и *Dicranum scoparium*, на валунах обитает *Hedwigia ciliata* без каких-либо сосудистых растений.

---

[1] Номенклатура видов соответствует сводке С. К. Черепанова (1995).

На относительно сухих луговинах местами преобладает *Avenula pubescens* (=*Helictotrichon pubescens*), образуя овсецовый луг, местами доминируют другие злаки: *Poa pratensis*, *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca rubra* и *F. pratensis*; из разнотравья здесь встречаются многие из вышеупомянутых видов, а также *Dianthus deltoides*, *Cerastium holosteoides*, *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, *Leontodon autumnalis*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *Euphrasia brevipila*, *Veronica chamaedrys*, *V. officinalis*, *Vicia cracca*, *Rumex acetosa*, *R. longifolius*. Среди этих обычных для суходольных лугов видов изредка встречаются *Potentilla crantzii*, *Vicia angustifolia* и *Plantago urvillei*. На сырых лугах в моховом ярусе обильны *Climacium dendroides* и *Pleurozium schreberi*, а также *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum gracile*, *Bryum* sp.

Расположенные на более низких участках «лба» болотца могут быть отнесены к низинным вейниковым с *Calamagrostis neglecta* или осоковым с *Carex nigra* и *C. acuta*, обычно с примесью злаков *Poa palustris*, *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis canina* и *Alopecurus geniculatus*, хвоща *Equisetum fluviatile* и обычного болотного разнотравья (*Comarum palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Calestania palustris*, *Epilobium palustre*, *Galium palustre*, *Juncus filiformis*, *Eleocharis mamillata*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Rorippa palustris*, *Viola palustris*). Имеется также небольшое пушицевое болотце с *Eriophorum polystachion* (=*E. angustifolium*), *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Galium uliginosum*, *G. trifidum*. Моховой ковер, наблюдающийся почти на всех болотцах, состоит из зеленых мхов: *Drepanocladus exannulatus*, *D. aduncus*, *Brachythecium plumosum*, *B. mildeanum*, *Calliergon giganteum*, на кочках обитает *Polytrichum juniperinum*. Из сфагновых мхов на острове отмечен только *Sphagnum squarrosum*.

По берегам залива среди камней встречаются заросли обычных для литоральных сообществ злаков (*Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea*, *Alopecurus arundinaceus*, *Elytrigia repens*) и разнотравья (*Lysimachia vulgaris*, *Veronica longifolia*, *Lythrum salicaria* (в отличие от других островов, где на литоралях встречается *L. intermedium*), *Lotus ruprechtii*, *Potentilla anserina*, *Valeriana sambucifolia*, *Rumex longifolius*, *Sagina procumbens*, *Polygonum boreale*, *Persicaria lapathifolia*, *Senecio viscosus*), а также луговинки с доминированием *Juncus gerardii* и *Eleocharis fennica* с одиночными особями *Juncus bufonius*, *Puccinellia pulvinata* и *Cochlearia danica*.

Близ маяка растительность становится в значительной степени антропогенной за счет таких сорных и полусорных видов, как *Urtica dioica*, *Taraxacum officinale* s. l., *Capsella bursa-pastoris*, *Plantago major*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Barbarea arcuata*, *Stellaria media*, *Puccinellia distans*. На очень сухих скалах имеются сообщества с *Poa compressa* и эфемерами *Bromus mollis*, *Arabidopsis thaliana*, *Myosotis arvensis*, *Cochlearia danica* (здесь этот вид ведет себя, как эфемер, к моменту наблюдения он был полностью засохшим), *Arenaria uralensis*, *Spergularia rubra*, *Draba nemorosa*, *Veronica arvensis*. Наконец, присутствие возле построек *Rheum rhabarbarum* и *Lilium bulbiferum* свидетельствует о том, что остров еще в недавнее время был обитаемым.

Из других посещенных нами во время экспедиции островов Финского залива были расположенные близ границы с Финляндией острова Козлиный, Долгий Камень и Крутояр, а также небольшие островки Орлиный и Отрадный, образованные в основном гранитными «лбами» с большим количеством валунов. Из собранных на них видов стоит отметить редкие и характерные для гранитных «лбов» *Steris alpina* (в Северо-Западной России известен лишь из окрестностей городов Выборга и Каменногорска) и *Spergula morissonii*. На одном из «лбов» о-ва Долгий Камень вместе с этими видами найден очень редкий вид *Myosotis ramosissima*, а в трещинах «лба» на о-ве Орлиный обнаружен петрофильный папоротник *Woodsia ilvensis*.

Расположенный в 7—8 км к юго-востоку от этих островов архипелаг Большой Фискар также составлен выступающими из воды «лбами» с многочисленными колониями птиц (в том числе бакланов) и очень бедной флорой. Стоит отметить лишь обилие на островках *Tripleurospermum maritimum* и редкого злака *Hierochloë hirta*.

Бедными во флористическом отношении оказались также островок Рондо (нагромождение валунов, покрытых низким мелколиственным лесом), расположенный в 5 км к западу от Березовых о-вов, и 2 островка Виргини (сложенные мелкими валунами и галькой), расположенных к юго-западу от о-ва Гогланд. На более северном из о-вов Виргини в зарослях *Rosa afzeliana*, *Ribes alpinum* и *Juniperus communis* встречается редкий вид *Geranium robertianum*, а на открытых местах — *Veronica spicata*.

О-в Малый Березовый расположен западнее остальных Березовых о-вов и в отличие от них покрыт в основном широколиственным лесом. Он уже посещался ранее одним из авторов настоящей статьи Н. Н. Цвелевым (1991), обнаружившим здесь единственное в северной половине европейской части бывшего СССР местонахождение южного лесного вида *Melica picta*. Нами во время вторичного посещения этого острова в 1995 г. были найдены 2 вида, не отмечавшихся ранее для Березовых о-вов, — *Platanthera bifolia* и *Ficaria verna*, а в небольшой лагуне в северо-западной части острова — еще не указывавшийся для России гибридогенный вид *Potamogeton* × *bottnicus* (*P. pectinatus* × *P. vaginatus*).

О-в Сескар, расположенный в 29 км к юго-западу от Березовых о-вов, неоднократно посещался участниками экспедиций прошлых лет (Симачев и др., 1995) и достаточно хорошо изучен (вместе с дополнительно найденными нами 28 видами на острове встречается 171 вид сосудистых растений). Из редких видов для него приводится *Ammophila arenaria*; на приморских болотистых лугах в западной части острова обильно представлены *Ophioglossum vulgatum*, *Blysmus rufus*, *Carex mackenziei* и гигантский тростник *Phragmites altissimus*, а на северной оконечности близ маяка хорошо развита эфемеровая растительность с обилием *Cerastium semidecandrum*. Новой находкой для всех островов восточной части Финского залива был вид *Koeleria delavignei*, в изобилии обнаруженный на лугу близ бывшего поселка в западной части о-ва Сескар.

Наиболее крупный из посещенных нами островов — Большой Тютерс — также уже достаточно хорошо изучен (в его флоре насчитывается 430 видов сосудистых растений). Из собранных нами новых для него видов наиболее интересны *Avenula pratensis* (=*Helictotrichon pratense*), встречающийся на лугах южной части острова, и *Myosotis ramosissima*, найденный на склоне песчаного берегового вала в его восточной части.

Если на о-ве Большой Тютерс имеются довольно крупные гранитные «лбы» (на самом высоком из них находится маяк), то о-в Малый Тютерс (наиболее юго-западный из российских островов залива) полностью песчаный. Особенно в восточной части острова широко распространены песчаные пустоши с доминированием *Festuca sabulosa*, с отдельными зарослями кустарников (преимущественно *Rosa caesia* и *Juniperus communis* с более редкими видами рода *Cotoneaster* — *C. scandinavicus* и *C. melanocarpus*) и пятнами *Empetrum hermaphroditum*, *Thymus serpyllum*. У опушек соснового леса имеются овсецовые (с *Avenula pubescens* и *A. pratensis*) луга и поляны с такими редкими в Северо-Западной России видами, как *Veronica incana*, *Fragaria viridis* и найденный здесь впервые *Luzula divulgata*. В северо-западной части острова расположено большое болото с обилием редкого вида *Rhynchospora fusca*, а на песчаном побережье залива на востоке острова обитает, по-видимому, единственный в России крупный экземпляр *Crambe maritima*, найденный здесь участниками экспедиций прошлых лет. Флора сосудистых растений острова состоит из 207 видов, включая обнаруженные нами впервые для острова 16 видов.

Расположенный значительно восточнее (к северу от Кургальского п-ова) о-в Малый во многом сходен с о-вом Малый Тютерс, но имеет более бедную флору (190 видов, включая впервые найденные нами для него 32 вида). Наиболее интересными находками здесь были *Ophioglossum vulgatum*, *Carex mackenziei* (на болотистом побережье лагуны в северо-западной части острова) и *Salsola kali* (на песках в его западной части).

В заключение приведем некоторые комментарии к наиболее интересным флористическим находкам. Образцы упомянутых здесь видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН в С.-Петербурге (LE).

Avenula pratensis (L.) Dumort. (=*Helictotrichon pratense* (L.) Bess.). «О-в Малый Тютерс, у опушки соснового леса, 26 VI 1995, № 503; о-в Большой Тютерс, песчаный луг в южной части острова, 27 VI 1995, № 537». Европейский вид, встречающийся в России лишь в Ленинградской, Псковской и Тверской областях. В Ленинградской обл. отмечен только в низовьях рек Луги и Наровы, на Кургальском п-ове и близ побережья Лужской губы. Для островов залива еще не приводился, но встречается в юго-западной Финляндии.

Koeleria delavignei Czern. ex Domin. «О-в Сескар, луг у дороги через бывший поселок, 19 VI 1995, № 370». Восточноевропейско-южносибирский лесостепной вид, севернее р. Оки найденный в качестве заносного растения в окр. г. Тверь и Н. Н. Цвелевым — в песчаном карьере у ст. Ладожское озеро в Ленинградской обл. На о-ве Сескар этот вид также, вероятно, заносного происхождения, но местонахождение достаточно старое, так как растение здесь встречается в изобилии.

Hierochloe hirta (Schrank) Borb. «Архипелаг Большой Фискар, луговины на гранитном „лбе" под скалами, 22 VI 1995, № 455». Преимущественно среднеевропейский вид из родства *H. odorata* (L.) Beauv. В России пока известен на юго-западе Карелии (в окр. г. Сортавала), в Ленинградской (в окр. г. Приозерска и в пойме р. Луги) и Новгородской (в пойме р. Волхов) областях. На островах залива известен не был. От обычных в Ленинградской обл. видов этого же родства *H. arctica* C. Presl и *H. baltica* (Weim.) Czer. легко отличается более высокими стеблями и удлиненными узкопирамидальными метелками с более многочисленными узлами и колосками с буроватым оттенком.

Phragmites altissimus (Benth.) *Nabille* (=*P. australis* (Cav.) Trin. ex Steud. subsp. *altissimus* (Benth.) W. Clayton). «О-в Сескар, в его юго-западной части у побережья залива, 20 VI 1995, № 415; о-в Малый Березовый, побережье залива, 21 VI 1995, № 430; о-в Малый, болотистое побережье залива, 28 VI 1995, № 564». Более южный по ареалу, чем *P. australis* (Cav.) Trin ex Steud., вид, спорадически распространенный в Европе. Ранее указывался в Северо-Западной России лишь для Калининградской обл., однако, как оказалось, он встречается и на островах Финского залива, хотя здесь более редок, чем *P. australis*. От последнего отличается значительно более широкими листьями с меньшим отношением длины к ширине и обычно более высокими стеблями.

Luzula divulgata Kirschn. 1979, Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 14, 4 : 431; Цвел. 1983, Нов. сист. высш. раст. 20 : 299. «О-в Малый Тютерс, песчаная лужайка у опушки соснового леса, 26 VI 1995, № 504». Распространение этого относительно недавно описанного, преимущественно среднеевропейского вида еще недостаточно выяснено. Для территории СССР (Харьковская обл.) он был впервые указан Н. Н. Цвелевым в цитированной выше работе. От близкого вида *L. multiflora* (Ehrh.

ex Retz.) Lej. отличается более густым соцветием с более крупными широкоэллипсоидальными колосками, более крупными и более перепончатыми листочками околоцветника, более крупными плодами и семенами, а также хромосомным числом (2n = 24, а не 36). Возможно, тождествен приводимому для Германии подвиду *L. multiflora* subsp. *congesta* (Thuill.) Arcang.

Acetosella tenuifolia (Wallr.) A. et D. Löve (=*Rumex tenuifolius* (Wallr.) A. Löve; *R. acetosella* L. subsp. *tenuifolius* (Wallr.) O. Schwarz). «О-в Нерва, каменистая лужайка на гранитном „лбе", 25 VI 1995, № 438». Отличается от обычного на островах вида *A. vulgaris* (Koch) Fourr. (=*Rumex acetosella* L.) более густой дерновиной, очень узкими (линейными, с завернутыми краями) листьями с более развитыми серебристыми раструбами и хромосомным числом (2n = 28, а не 42). Распространение еще недостаточно известно, но в Ленинградской обл., по гербарным данным, встречается на южном побережье залива близ форта Красная Горка и на песках у берега Онежского оз. близ пос. Вознесенье, где этот вид ошибочно определялся как отсутствующий в области *Rumex graminifolius* J. H. Rudolph ex Lamb.

Cochlearia danica L. «О-в Нерва, лужайка на гранитном „лбе", 25 VI 1995, № 446». По-видимому, это первая находка данного атлантического литорального вида в России. Известен на островах Эстонии и в южной Финляндии. В Европейской Арктике замещается близкими видами.

Potentilla crantzii (Crantz) G. Beck ex Fritsch. «О-в Нерва, лужайка на гранитном „лбе", 25 VI 1995, № 462». Это первая находка гипоарктоальпийского вида на островах залива. В Ленинградской обл. спорадически встречается на Ижорской возвышенности и на склонах глинта, а также на южном побережье залива на Кургальском п-ове и близ пос. Большая Ижора. В Финляндии довольно обычен.

Cotoneaster scandinavicus Hylmö, 1993, Svensk. Bot. Tidskr. 87, 6 : 317, fig. 9; Uotila, Lampinen, 1995, BFU Res. Bull. 1995 : 19. Этот недавно описанный вид близок к *C. integerrimus* Medik., за который он обычно и принимался коллекторами, но отличается от него одиночными или расположенными в кистях 2—3 цветками на очень коротких (обычно до 5 мм дл.) голых или почти голых цветоножках. Ветви у него часто лежачие. Обитает на песчаных пустошах о-ва Малый Тютерс, где он уже был отмечен финскими ботаниками P. Uotila и R. Lampinen (1995). Известен только в бассейне Балтийского моря: в Швеции, на островах Эстонии и в южной Финляндии. В России о-в Малый Тютерс — его единственное местонахождение.

Empetrum hermaphroditum Hagerup. «О-в Козлиный, на гранитном „лбе" у побережья залива, 23 VI 1995, № 470; о-в Крутояр, берег залива, 24 VI 1995; № 495; о-в Малый Тютерс, песчаная пустошь в восточной части острова, 26 VI 1995, № 522». Этот гипоарктоальпийский вид в Ленинградской обл. был впервые найден Н. Н. Цвелевым и Л. В. Аверьяновым на северо-западном побережье Ладожского оз. близ пос. Заостровье, а позднее — в других местах этого побережья до границы с Карелией и далее до окр. г. Сортавала. Однако в остальной части Карелии встречается только *E. nigrum* L., а *E. hermaphroditum* появляется лишь близ границы с Мурманской обл., в самой же области, напротив, встречается только *E. hermaphroditum*. Теперь выяснилось, что, кроме реликтового (с позднеледниковья) участка ареала этого последнего вида в северо-западном Приладожье, есть еще один, также реликтовый участок его ареала на островах Финского залива.

Myosotis ramosissima Rochel ex Schult. (=*M. collina* auct. non Hoffm.). «О-в Долгий Камень, на гранитном „лбе", 24 VI 1995, № 479; о-в Большой Тютерс, песчаный склон берегового вала в восточной части острова, 27 VI 1995, № 530». В Северо-Западной России известен только в окр. Ивангорода и, по данным финских исследователей, в окр. Выборга и на о-ве Гогланд. Ряд местонахождений имеется в южной Финляндии. Очень широкий ареал этого вида, указанный для европейской части территории бывшего СССР во «Флоре европейской части СССР» (Доброчаева, 1981 : 163), возможно, объясняется ошибочным отнесением к нему мелких экземпляров *Myosotis arvensis* (L.) Hill.

Plantago urvillei Opiz (=*P. stepposa* Kuprian.). «О-в Нерва, лужайка на гранитном „лбе", 25 VI 1995, № 451». Лесостепной евросибирский вид, нередко заносимый в лесную зону вдоль дорог. В Ленинградской обл. известен в ряде пунктов Ижорской возвышенности и в окр. Ивангорода. Для островов залива еще не приводился.

Tripleurospermum maritimum (L.) Koch. «Архипелаг Большой Фискар, в трещинах гранитного „лба" у моря, 22 VI 1995, № 448; о-в Нерва, в трещинах гранитного „лба", обильно, 25 VI 1995, № 468». В гербариях С.-Петербурга имеются лишь немногие образцы этого вида, собранные в прошлом веке на балласте в окр. С.-Петербурга, и одиночные образцы (вероятно, случайно занесенные морем), собранные Н. Н. Цвелевым на Березовых о-вах. В обоих обнаруженных нами местонахождениях вид встречается в изобилии и не может быть принят за заносный. На островах Эстонии и в южной Финляндии он довольно обычен. В «Определителе высших растений северо-запада европейской части РСФСР» (Шмидт, 1981 : 340) *T. maritimum* (под названием *Matricaria maritima* L.) ошибочно объединен с *T. subpolare* Pobed., распространенным на побережьях Ладожского и Онежского озер.

Crepis czerepanovii Tzvel. sp. nov. (sect. *Aletholepis* Bisch.). — Planta biennis vel annua, 10—20 cm alt., caule erecto, a basi vel supra ramosissima, praesertim superne glanduloso-pilosa. Folia rosulata et caulina infima sinuato-pinnatisecta, segmento terminali maximo obtuso, lateralibus ab utroque latere 1—3. Folia caulina media et superna in numero 3—5, plus minusve pinnatisecta, basi longe et anguste auriculata, suprema saepe integerrima, linearia. Calathidia numerosa (5—50), 17—22 mm in diam., pedunculis sat dense, sed breviter glanduloso-pilosis, pilis ca. 0.2 mm lg. Involucra atro-viridia, 7—8 mm lg., sat dense glanduloso-pilosa, pilis simplicibus sparsis nigrescentibus. Involucri phylla extima patula, intima apice breviter ciliata. Flores aurei. Receptaculum brevissime ciliatum. Achenia 3—3.5 mm lg. et 0.5 mm lt., nigro-fusca, 10-costata, costis muriculatis. Pappus albus, 4—5 mm lg.

Typus: Prov. Leningrad, sinus Fennicus, insula Nerva 24—26 km NNO versus ab insula Moshczny, pratulum lapidosum in fronte granitico, 25 VI 1995, N 457, N. Tzvelev et M. Noskova (LE, cum isotypo).

Affinitas. A specie proxima *C. foliosa* Babc. foliorum inferiorum forma et plantae pubescentia glandulosa sine pilis arachnoideis differt.

Двулетнее или однолетнее (?) растение 10—20 см выс., преимущественно в верхних частях железисто-волосистое, с прямостоячим, от основания или выше сильно разветвленным стеблем. Листья розетки и нижние стеблевые листья выемчато-перистораздельные, с конечным сегментом, более крупным, тупым, и боковыми сегментами по 1—3 с каждой стороны. Средние и верхние стеблевые листья в числе 3—5 более или менее перистораздельные у основания, с узкими и длинными ушками, самые верхние часто цельнокрайные, линейные. Корзинки многочисленные (5—50), 17—22 мм в диам., на ножках довольно густо, но коротко железисто-волосистых с волосками около 0.2 мм дл. Обертки темно-зеленые, 7—8 мм дл., довольно густо железисто-волосистые, с рассеянными черноватыми простыми волосками. Наружные листочки обертки отклоненные, внутренние на верхушке короткореснитчатые. Цветки золотисто-желтые. Цветоложе очень короткореснитчатое. Семянки 3—3.5 мм дл. и 0.5 мм шир., черно-бурые, с 10 ребрами, по ребрам шероховатые от шипиков. Хохолок белый, 4—5 мм дл.

Тип: Ленинградская обл., о-в Нерва, в 24—26 км к северо-северо-востоку от о-ва Мощный, каменистая лужайка на гранитном «лбе», 25 VI 1995, № 457, Н. Цвелев и М. Носкова (LE, с изотипом).

Родство. От наиболее близкого вида *C. foliosa* Babc. отличается формой нижних листьев и железистым опушением без паутинистых волосков.

Вид назван в честь выдающегося российского ботаника, автора обработки рода *Crepis* L. во «Флоре СССР» С. К. Черепанова (1923—1995).

Несмотря на внешнее сходство с некоторыми формами *C. tectorum* L., этот вид, согласно мнению А. И. Сенникова (устное сообщение), которое разделяем и мы, относится к другой секции — *Aletholepis* Bisch. — и наиболее близок к малоизвестному виду *C. foliosa* Babc. (1951, Univ. Calif. Publ. Bot. 23 : 389, fig. 1, pl. 46; Черепанов, 1964, Фл. СССР, 29 : 685), описанному по единственному экземпляру с Северного Урала (окр. г. Красноуфимска) и отсутствующему в российских гербариях. По описанию он довольно сходен с нашим видом, но не вполне (в частности, у него отмечены другая форма листьев и наличие войлочного опушения). Наш вид, как и *C. foliosa*, несмотря на большой разрыв ареала, наиболее близок к южно- и средне-европейскому виду *C. nicaeensis* Balb., но отличается от него по целому ряду признаков и таким образом как бы тяготеет к видам секции *Mesophylion* Babc. Во всяком случае наша находка чрезвычайно интересна, так как такой обособленный в морфологическом отношении вид известен пока только с небольшого островка. Не исключено, что *Crepis tectorum* subsp. *nigrescens* (Pohle) P. D. Sell, указанный со знаком вопроса для одного из островов юго-восточной Финляндии (Suominen, 1984 : 395), на самом деле окажется *C. czerepanovii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Доброчаева Д. Н. Сем. *Boraginaceae* // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 113—179.

Симачев В. И., Боч М. С., Носков Г. А. Мир островов // Природа. 1995. № 6. С. 62—67.

Цвелев Н. Н. О некоторых редких и критических видах Березовых островов (Ленинградская область) // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 158—166.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных стран. СПб, 1995. 786 с.

Шмидт В. М. Род *Matricaria* // Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л., 1981. С. 339—340.

Suominen J. Сем. *Cichoriaceae* // Retkeilykasvio. Helsinki, 1984. P. 375—380, 394—395.

Uotila P., Lampinen R. On the supra-littoral vascular flora of the islands in the eastern Gulf of Finland // BFU Res. Bull. 1995. March. P. 19—20.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 25 IX 1995

УДК 581.9(470.23-252) : 581.527.7

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© В. И. Попов

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

V. I. POPOV. THE NEW AND RARE ADVENTIVE PLANTS SPECIES OF THE ST. PETERSBURG

Флористическое обследование Санкт-Петербурга в 1994 г. позволило выявить 4 новых для Северо-Западной России рода адвентивных растений — *Eragrostis*, *Myagrum*, *Raimannia*, *Vulpia*. 8 адвентивных видов впервые указываются для Северо-Западной России, 1 — для Ленинградской обл., 2 — для Санкт-Петербурга.

В 1994 г. нами продолжалось изучение современного состояния адвентивной флоры Санкт-Петербурга. После обследования морского торгового порта (МТП) (Попов, 1995) особое внимание было уделено городским мельницам и подведенным к ним ж.-д. путям. Приводим результаты обработки гербарного материала.

Виды, впервые выявленные на территории Северо-Западной России

Eragrostis cilianensis (All.) Vign.-Lut. (*Poaceae*). Средиземноморский вид, распространенный также в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. В качестве заносного отмечался в Предкавказье и Причерноморье (Цвелев, 1976), для Киева приводился С. И. Мосякиным (1991). Иногда культивируется в ботанических садах для изготовления сухих букетов.

Нами найдено несколько экземпляров на территории МТП, 23 VIII 1994, цв. Определен Н. Н. Цвелевым.

Panicum capillare L. (*Poaceae*). Североамериканский адвентивный сорный вид, который ранее указывался для многих областей Европейской России и республик Прибалтики (Никитин, 1983).

Нами обнаружен на территории МТП, 23 VIII 1994; на ж.-д. путях АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 4 X 1994.

Vulpia myuros (L.) C. Gmel. (*Poaceae*). Древнесредиземноморский вид, заходящий в более южные районы территории бывшего СССР. В качестве заносного отмечался в Латвии (Шулц, 1977), Белоруссии (Третьяков, 1990), Удмуртии (Баранова и др., 1992), на Дальнем Востоке (Цвелев, 1976).

Нами был обнаружен 1 экз. на ж.-д. путях АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 22 VII 1994.

Myagrum perfoliatum L. (*Brassicaceae*). Средиземноморский вид, распространенный в Крыму и на Кавказе. В качестве заносного отмечался в Белоруссии (Вынаев, Третьяков, 1979), Удмуртии (Туганаев, Пузырев, 1988), Московской и Тульской областях (Игнатов и др., 1990; Хорун, Шереметьева, 1995). Приводился Мосякиным (1991) для Киева.

Нами найден на ж.-д. путях МТП (Турухтанные о-ва), 4 VII 1994; на территории АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 18 VII 1994, цв., пл.

Anagallis foemina Mill. (*A. caerulea* Schreb.) (*Primulaceae*). На территории бывшего СССР распространен на юге европейской части, в Крыму и на Кавказе, а также в Западной Сибири, на Дальнем Востоке и в Средней Азии. Севернее замещается сорно-полевым видом *A. arvensis* L. (Никитин, 1983).

На ж.-д. путях АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов» был найден 1 экз., 18 VII 1994, цв., пл.

Raimannia laciniata (Hill) Rose (*Onagraceae*). Североамериканский вид, в качестве заносного встречающийся в Японии и Западной Европе. На территории бывшего СССР известен из двух пунктов — Киева и Казани (Скворцов, 1994). Следует отметить, что семена данного вида неоднократно обнаруживались карантинной инспекцией Санкт-Петербургского морского порта в партиях североамериканской сои, соевого шрота и зерна. Однако до сих пор вид не собирался. *R. laciniata* является карантинным сорняком (Перечень..., 1993), и поэтому соответствующей инспекции нужно обратить на него особое внимание.

Нами было найдено 2 экз. данного вида: 1-й — на территории АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 9 VIII 1994, цв., пл.; 2-й — в МТП, на месте разгрузки соевого шрота, 28 VIII 1995. Определен Н. Н. Цвелевым.

Helianthus lenticularis Dougl. ex Lindl. (*Asteraceae*). Североамериканский вид, возможно, занесенный в СССР в годы Великой Отечественной войны. В настоящее время включен в список карантинных сорняков. Широко распространен в посевах на юге европейской части России, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке (Протопопова, 1994). Отмечался и в Прибалтике (Никитин, 1983).

Нами был найден в МТП (Турухтанные о-ва), 25 VII 1994; на ж.-д. путях АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 9 VIII 1994, цв. Определен Н. Н. Цвелевым.

H. petiolaris Nutt. (*Asteraceae*). Североамериканский вид, в качестве адвентивного приводился для окр. Вильнюса, Удмуртии и окр. Одессы (Протопопова, 1994). Как и *H. lenticularis*, является карантинным сорняком.

Нами был найден 1 экз. на ж.-д. путях АО «Невская мельница», 18 VIII 1994.

Виды, впервые приводимые для Ленинградской обл.

Thesium alpinum L. (*Santalaceae*). Редкий, подлежащий охране аборигенный для Псковской и Новгородской областей вид (Миняев и др., 1981). В качестве адвентивного еще не отмечался. В нашем случае, вероятно, имеет место единичный занос с балластом.

Нами был собран на территории АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 21 VII 1994, цв., пл. Определен Н. Н. Цвелевым.

Стоит упомянуть еще о 2 ранее занесенных в Ленинградскую обл. видах рода *Thesium* — *T. arvense* Horvat. и *T. tenuifolium* Sauter (Цвелев, 1993).

Виды, впервые приводимые для Санкт-Петербурга

Beckmannia syzigachne (Stend.) Fern. (*Poaceae*). Ранее данный вид приводился для окр. Выборга (Миняев и др., 1981).

Небольшая популяция *B. syzigachne* была обнаружена на ж.-д. насыпи в МТП, 27 VII 1994, пл.

Ranunculus arvensis L. (*Ranunculaceae*). В «Определителе...» (Миняев и др., 1981) данный вид указывается для окр. Выборга.

Нами был найден 1 экз. на территории АО «Ленинградский комбинат хлебопродуктов», 18 VII 1994, цв.

Вместе с вышеперечисленными нами были собраны также такие редкие адвентивные виды, как *Agrostemma githago* L., *Asperugo procumbens* L., *Ambrosia trifida* L., *Aegilops cylindrica* Host. var. *prokhanovii* Tzvel., *Galium tricornutum* Dandy, *Geranium divaricatum* Ehrh., *Lappula patula* (Lehm.) Menyharth, *Rapistrum rugosum* (L.) All. var. *gymnocarpum* Trautv. ex N. Busch.

За оказанную помощь в определении растений благодарю Н. Н. Цвелева.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 120 с.

Вынаев Г. В., Третьяков Д. И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР индуцированных видов растений // Ботаника. Минск, 1979. Вып. 21. С. 62—74.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Миняев Н. А., Орлова Н. И., Шмидт В. М. и др. Определитель высших растений северо-запада европейской части РСФСР. Л., 1981. 376 с.

Мосякин С. И. О находке *Raimannia laciniata* (Hill) Rose (*Onagraceae*) в Киеве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 144—145.

Никитин В. В. Сорные растения флоры СССР. Л., 1983. 453 с.

Перечень вредителей, болезней растений и сорняков, имеющих карантинное значение для Российской Федерации. М., 1993. 6 с.

Попов В. И. Анализ адвентивного элемента флоры Санкт-Петербургского морского порта // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 12. С. 104—107.

Протопопова В. В. Род *Helianthus* L. // Флора европейской части СССР. СПб, 1994. Т. 7. С. 27—32.

Скворцов А. К. Род *Oenothera* (семейство *Onagraceae*) на территории бывшего СССР: систематика и распространение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 4. С. 93—113.

Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 255—266.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Хорун Л. В., Шереметьева И. С. Новые сведения о флористических находках в Тульской области // Матер. Науч. конф. «Флора Центральной России». М., 1995. С. 156.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых видах Восточной Европы // Нов. сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 134—142.

Шулц А. А. Адвентивная флора города Риги // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1513—1523.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 X 1995

SUMMARY

The floristic investigation of St. Petersburg in 1994 resulted in the identification of four genera of adventive plants new for Northern-West region of Russia; *Eragrostis*, *Myagrum*, *Raimannia*, *Vulpia*. Four adventive species were identified for the first time for Northern-West region, one for Leningrad region and two for St. Petersburg.

УДК 582.734.4(470.322)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© **А. А. Артамонов**

О НАХОЖДЕНИИ *ROSA GLAUCA* (*ROSACEAE*) НА ВОСТОКЕ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

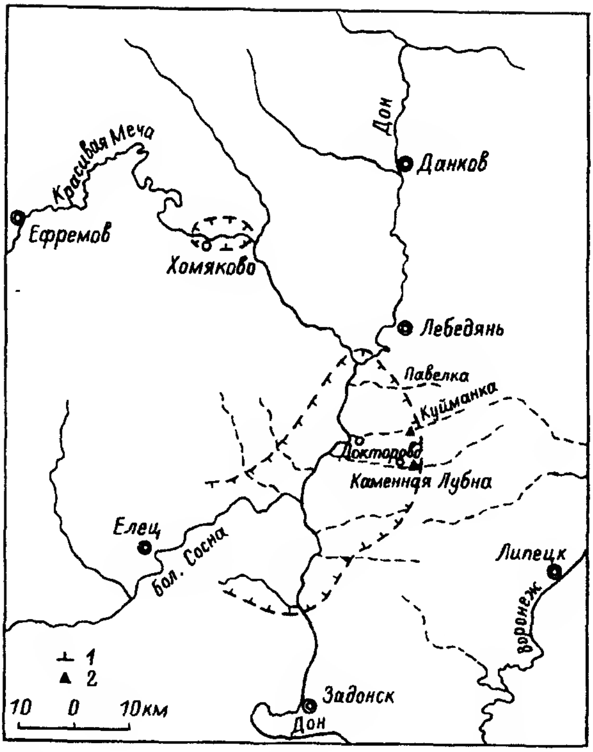
A. A. ARTAMONOV. THE RECORDS OF *ROSA GLAUCA* (*ROSACEAE*) IN THE EAST OF THE CENTRAL RUSSIAN HILLS

Указаны местонахождения *Rosa glauca* на территории Липецкой обл.

Согласно уточненным данным украинских ботаников (Хржановський, Лазебна, 1951; Заверуха, 1980), *Rosa glauca* Pourr. (*R. rubrifolia* Vill.) является не только горным, но и равнинным европейским видом. Нахождение данного вида на востоке Среднерусской возвышенности мы рассматриваем как подтверждение этой точки зрения. По-видимому, В. Г. Хржановский и А. М. Лазебна (1951 : 36—37) правильно отмечают, что распространение *R. glauca* на восток недостаточно исследовано.

В настоящее время на территории Липецкой обл. известны следующие пункты находок *Rosa glauca*: 1) Лебедянский р-н, в 5 км к востоку от с. Донские Избищи, степной склон балки Куйманка, 5 VI 1984, М. Казакова (данный сбор М. Казакова ошибочно определила как *Rosa majalis* Herrm.; переопределение принадлежит И. Бузуновой; недостаточно точно указан и населенный пункт: в устье долины р. Куйманка расположено с. Докторово, соседнее с. Донские Избищи находится в 5 км севернее); 2) Лебедянский р-н, восточная окраина с. Каменная Лубна, правобережная пойма, остепненный луг, редко, 8 VI 1993, А. Артамонов, № 33252.

В 1994 г. нами была совершена экскурсия в окрестности сел Донские Избищи и Докторово с целью подтверждения нахождения там *R. glauca*. Поиск *R. glauca* в окр. с. Донские Избищи (в оврагах Свинухов Верх, Сельский Верх и Татарский Верх, 17 IX 1994) привел к отрицательному результату. На р. Куйманка в 6.5 км восточнее с. Докторово нами зафиксировано шесть местонахождений *R. glauca* (26 VI 1994): а) правобережная часть поймы (суходола), на лугу; б) левобережное присклоновое



Местонахождения *Rosa glauca* на востоке Среднерусской возвышенности.

1 — граница Северо-Донского реликтового района (восточная его часть и фрагмент на р. Красивая Меча); *2* — местонахождения вида.

плато, верхняя часть склона, в разреженном березняке; в) левобережный облесенный (береза, дуб) отвершек долины р. Куйманка, склон юго-западной экспозиции, под пологом березы повислой (две находки); г) левобережное присклоновое плато, в островном леске (береза, дуб, осина), под пологом березы повислой; д) водораздел рек Куйманка—Сухая Лубна, на опушке островного леска (дуб, черемуха и др.). Еще одна находка *R. glauca* была сделана на северной окраине с. Каменная Лубна, между дорогой и полем, под линией электропередач.

Таким образом, в Липецкой обл. вид *R. glauca* приурочен к овражно-балочному рельефу, а также выходит на плакор. В фитоценотическом отношении он связан с суходольными лугами, байрачными березово-дубовыми лесами, нагорными разреженными березняками, на водоразделе встречается в островных лесках (дуб, береза, осина и др.), сформировавшихся, возможно, на солодях (Владимиров, 1972). Почвы — выщелочные черноземы, по ложбинам стока — лугово-черноземные и черноземно-луговые. Почвообразующие породы — покровные лёссовидные и делювиальные суглинки и глины (Ахтырцев, Сушков, 1983), по оврагам и балкам — обнаженные известняки.

М. В. Казакова (1984) в своей работе, посвященной флоре Липецкой обл., о данном виде не упоминает. В другом источнике (Камышев, Хмелев, 1972 : 183) приведено растение *Rosa glauca* Vill. в качестве культивируемого. По-видимому, имелось в виду растение *R. glauca* Pourr., так как в списке указано и *R. afzeliana* Fries (синоним *R. glauca* Vill.) как дикорастущее растение. В список растений, произрастающих на территории области, авторы включили и культивируемые растения, в том числе некоторые древесно-кустарниковые виды Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС, Становлянский р-н, с. Мещерка).

Rosa glauca Pourr. приводится под названием *R. rubrifolia* Vill. в живой коллекции ЛОСС (Вехов, 1953). В гербарии станции имеются образцы *R. rubrifolia*, определенные нами как *R. glauca*. В настоящее время *R. glauca* в розарии ЛОСС отсутствует (под этим названием оказались *R. pendulina* L. и *R. caesia* Smith).

В искусственных насаждениях на территории Липецкой обл. (в населенных пунктах, лесополосах) *R. glauca* мы не встречали.

На наш взгляд, *R. glauca* является аборигенным элементом во флоре региона. Указанные местонахождения *R. glauca* расположены в пределах границ Северо-Донского реликтового района (Виноградов, Голицын, 1958) (см. рисунок). С. В. Голицын (1956, 1970) считал долину р. Сухая Лубна центром средоточения реликтовых растений всей Среднерусской возвышенности. В. Г. Хржановский, А. М. Лазебна (1951) и Б. В. Заверуха (1980) предполагали, что восточная часть ареала *R. glauca* была редуцирована в начале—середине плейстоцена.

Ареалогия *R. glauca* осложняется тем, что вид широко используется в культуре (Сааков, Фишер, 1954). Некоторые авторы (Бузунова, 1990; Майоров и др., 1993) приводили *R. glauca* для местных флор в качестве одичавшего. Данный вид также зафиксирован в естественной обстановке для Ивановской (г. Иваново, свалка стекловаты и металлолома возле стены камвольного комбината, 28 VII 1991, Е. Борисова, MW), Луганской (Деркульская опытная станция по полезащитному лесоразведению, байрачный лес «Стенки», на поляне, 22 VI 1955, собр. Л. Хренникова, опр. Д. Шмите, 1985, МНА; села Деркуль, Моховское, 5 VII 1955, собр. Л. Хренникова, опр. Д. Шмите, 1985, МНА) и Волгоградской (г. Волгоград, по песчаному крутому склону коренного берега р. Волги, у центральной пристани, 21 VI 1979, собр. В. Макаров, опр. Д. Шмите, 1985, МНА; г. Волгоград, на пустыре и свалке за поселком металлургов у р. Волги, заросли полностью натурализовавшихся деревьев и кустарников, 24 VI 1979, собр. В. Макаров, опр. Д. Шмите, 1985, МНА; г. Волгоград, на ж.-д. полотне возле платформы Мамаев Курган, между колеями, 27 VI 1989, В. Бочкин, М. Полонская, Г. Клинкова, МНА) областей. Таким образом, можно заключить, что растет он в байрачных лесах (на полянах), на открытых степных склонах речных долин, в некоторых случаях выступает как сорное растение — обитает около промышленных зданий, между путями ж.-д. полотна, на пустырях и свалках. Мы присоединяемся к мнению О. А. Связевой (1980 : 102), утверждавшей, что ареал *R. glauca* нуждается в тщательном изучении.

Образцы находок хранятся в гербарии заповедника «Галичья Гора», некоторые дубликаты переданы в Липецкий областной краеведческий музей, Главный ботанический сад РАН (МНА) и Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Автор признателен И. О. Бузуновой (БИН) и А. К. Скворцову (Главный ботанический сад РАН) за просмотр гербарного материала, а также благодарен Ю. И. Рябковой (Лесостепная опытно-селекционная станция), С. В. Токмачеву (Липецкое управление лесами области), Л. В. Пономаревой (Сенцовское лесничество) и Н. А. Сатиной (ТОО «ЛП Зеленхоз») за информацию о виде (интродуцирован или нет на территории области).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахтырцев Б. П., Сушков В. Д. Почвенный покров Липецкой области. Воронеж, 1983. 264 с.

Бузунова И. О. Род *Rosa* L. (*Rosaceae*) во флоре северо-запада европейской части РСФСР // Нов. сист. высш. раст. 1990. Т. 27. С. 76—82.

Вехов Н. К. Деревья и кустарники Лесостепной селекционной станции. М., 1953. 52 с.

Владимиров А. Х. Почвенная карта // Атлас Липецкой области. М., 1972. С. 12.

Виноградов Н. П., Голицын С. В. Северо-Донской ботанический реликтовый район // Тр. Воронежск. гос. ун-та. 1958. Т. 45. Вып. 3. (Ботаника). С. 11—15.

Голицын С. В. Быкова Шея — центр средоточия реликтовых растений Северного Дона // Бюл. О-ва естествоисп. при Воронежск. гос. ун-те. 1956. Т. 10. С. 39—45.

Голицын С. В. Реликтовые растения — живые ископаемые нашего края // Природа Липецкой области и ее охрана. Воронеж, 1970. С. 120—127.

Заверуха Б. В. Нові місцезнаходження рідкісного виду шипшини — *Rosa rubrifolia* Vill. на Поділлі // Укр. бот. журн. 1980. Т. 37. № 5. С. 27—29.

Казакова М. В. Флора Липецкой области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 15 с.

Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. Растительный покров Липецкой области. Воронеж, 1972. 212 с.

Майоров С. Р., Волоснова Л. Ф., Дараган Е. А. Новые флористические находки в Калужской области // Бюл. Московск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 6. С. 118—122.

Сааков С. Г., Фишер О. А. Роза, шиповник — *Rosa* L. // Деревья и кустарники СССР. М.—Л., 1954. Т. 3. С. 616—690.

Связева О. А. Сем. *Rosaceae* Juss. — Розоцветные // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1980. Т. 2. С. 37—116.

Хржановський В. Г., Лазебна А. М. До питання про походження *Rosa glauca* Pourr. в Східній Європі // ДАН УРСР. 1951. Вып. 1. С. 36—40.

Заповедник «Галичья Гора»
П/о Донское, Липецкая обл

Получено 19 I 1995

SUMMARY

The individuals were recorded for the Lebedyan district, the Lipetsk region and their habitat was discribed. *Rosa glauca* appears to be an aboriginal species for this area.

УДК 581.9(470.3)

Бот. журн., 1996 г., т. 81, № 4

© В. Г. Папченков, А. А. Бобров, В. В. Богачев, Е. В. Чемерис

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. PAPCHENKOV, A. A. BOBROV, V. V. BOGACHOV, E. V. CHEMERIS.
FLORISTIC FINDINGS IN THE YAROSLAVL REGION

Сообщается о находках 110 видов и гибридов сосудистых растений на территории Ярославской обл., среди которых 47 таксонов являются редкими, 63 — новыми для флоры области, 41 — новыми для флоры всего Верхнего Поволжья.

В настоящей статье обобщены материалы авторов по находкам редких и новых в Ярославской обл. видов сосудистых растений. В нее также включены некоторые интересные флористические находки других коллекторов, выявленные и определенные нами по гербариям Института биологии внутренних вод РАН (ИБВВ) и Ярославского государственного университета (ЯрГУ). Фамилии этих коллекторов приводятся при цитировании этикеточных данных. Таксоны, помеченные одной звездочкой, являются новыми для Ярославской обл., двумя — новыми для области и всего Верхне-Волжского региона. Сведения о распространении редких видов растений на территории области взяты из «Определителя высших растений Ярославской области» (1986). Чтобы избежать слишком частых повторов одного и того же литературного источника, он приводится лишь в том случае, если сочетается с другими источниками.

***Agrostis* × *fouilladei* Fourn. (*A. canina* L. × *A. tenuis* Sibth.). Некоузский р-н, окр. д. Бол. Ченцы, сырой закустаренный луг, 15 VII 1994. Н. Н. Цвелевым (1974) упоминается как достаточно редкий гибрид без приведения сведений о характере его распространения.

Alchemilla lindbergiana Juz. Рыбинский р-н, д. Сельцо-Макарово, луг, 17 VI 1994. Редкий вид во флоре области, до этого был известен из окр. г. Ярославля (Определитель..., 1986), из Брейтовского р-на (Папченков, Лисицына, 1992) и с крайнего юга области (Богачев, Борисова, 1995).

A. litwinowii Juz. Угличский р-н, луг по берегу р. Корожечна, 20 VII 1994. Приводился лишь для Переславского р-на.

A. semilunaris Alech. Угличский р-н, биостанция «Улейма», обочина дороги, 10 VII 1991. Был показан для Ярославского и Любимского районов.

A. stellaris Juz. Угличский р-н, биостанция «Улейма», пойменный луг по дороге на д. Литвиново, 23 VI 1991, Казанский; там же, левый берег р. Юхоть при впадении р. Улейма, 23 VI 1991, Казанский. Приводился для Ярославского р-на области.

Alnus × pubescens Tausch. Брейтовский р-н, окр. д. Чаяново, приток р. Ваи, ручей Креков, берег, 14 VII 1993; там же, окр. д. Никола, берег р. Чеснава, 28 VII 1993; Некоузский р-н, окр. д. Бол. Ченцы, берег р. Латка, у воды, 23 VI 1993; там же, по краю болотистых понижений между полями, 15 VII 1994; Угличский р-н, окр. д. Бол. Лисицыно, берег Рыбинского водохранилища (далее — вдхр.), 12 VII 1993. Вид недавно стал известен в области по находке на берегу Горьковского вдхр. в пределах Рыбинского р-на (Папченков, Лисицына, 1992).

**Amaranthus blitoides* S. Wats. Г. Рыбинск, ж.-д. пути у вокзала, 21 VIII 1994, Гарин. Ближайшие находки этого заносного вида — в Тверской и Костромской областях (Гусев, 1973; Прилепский и др., 1991).

**Ambrosia artemisiifolia* L. Окр. г. Рыбинска, левобережье, обочина проселочной дороги, 24 IX 1994. Интенсивно распространяющийся адвентивный вид с ближайшим местонахождением в Ивановской обл. (Борисова, 1993а; Димитриев и др., 1994).

**Anisantha sterilis* (L.) Nevski. Большесельский р-н, обочина дороги между деревнями Миглино и Федоркино, 22 VII 1994. Заносный вид, на Верхней Волге отмечался для г. Иваново (Борисова, 1993б).

***Anthericum ramosum* L. Угличский р-н, берег р. Улейма близ спортлагеря Ярославского госуниверситета, 26 VII 1975, Волкова, Соловьева, гербарий ЯрГУ. Растение черноземной полосы России (Маевский, 1964; Иконников, 1979), к северу от которой еще не отмечалось.

Artemisia abrotanum L. (*A. procera* Willd.). Некрасовский р-н, окр. д. Кресцово, долина р. Келноть, 11 X 1988. Вид был известен лишь из Ярославского р-на.

***Aster lanceolatus* Willd. Г. Рыбинск, ж.-д. полотно между станциями Рыбинск-товарная и Рыбинск-пассажирская, 6 VIII 1994. Широко распространенное культивируемое растение. Часто дичает. В качестве адвентивного показано для Московской обл. (Игнатов, Макаров, 1985).

Atriplex caloteca (Rafin.) Fries. Г. Рыбинск, склон насыпи автодороги у моста через р. Черемуха, 24 IX 1994. Прежде вид был найден в Ростовском и Переславском районах области.

A. litoralis L. var. *integrifolia* Fenzel. Г. Рыбинск, газон на ул. Ворошилова, 22 X 1994. Ранее в области был известен лишь из окр. г. Ярославля.

A. prostrata Boucher. Некрасовский р-н, левый берег р. Солоница, 9 VIII 1988. Прежде отмечался только в самых южных районах области.

Blysmus compressus (L.) Panz. et Link. Угличский р-н, левый берег р. Корожечна напротив д. Сума, выход солоноватых грунтовых вод, топкое место «Солодь», 8 VII 1990. Редкий вид флоры области, ранее найденный в Ярославском и Ростовском районах.

Bolboschoenus koshewnikovii (Litv.) A. E. Kozhevnikov. Рыбинский р-н, обочина дороги на д. Сельцо-Макарово, 2 VII 1994, 13 VIII 1994; там же, окр. д. Сельцо-Макарово, непересыхающая лужа, 16 VII 1994; Некоузский р-н, ст. Шестихино, лужа у дороги, 22 VI 1994. Ранее для области был приведен под названием *B. planiculmis* (Fr. Schmidt) Egor. (Лисицына и др., 1993) и известен лишь с озер Неро и Плещеево.

Bromus japonicus Thunb. Переславский р-н, берег р. Нерль у моста на шоссе Ярославль—Москва, 19 VIII 1993; г. Рыбинск, газон, 16 VIII 1994. Редкий заносный вид, известный ранее из Ярославского и Любимского районов.

Campanula rapunculoides L. Пошехонский р-н, д. Нагинское, ольшаник по берегу р. Кештома, 29 VII 1994; г. Рыбинск, кустарник вдоль дороги к Хлебокомбинату № 1, 6 VIII 1994. Редкий в области вид, указываемый для Ярославского и Переславского районов.

***Carex* × *abortiva* Holmb. (*C. brunnescens* (Pers.) Poir. × *C. cinerea* Poll.). Пошехонский р-н, окр. д. Старопетровское, берег р. Керома у узкоколейной дороги, 27 VII 1994; Некоузский р-н, окр. д. Бол. Ченцы, 24 VI 1994. Редкая гибридогенная осока, ближайшее известное ее местонахождение — в Марий Эл (Папченков, 1990).

***C.* × *bogstadensis* Kük. (*C. rhynchophysa* C. A. Mey. × *C. vesicaria* L.). Брейтовский р-н, заболоченный лес у р. Шипинка и илистый берег речки, 6 VII 1991; Некоузский р-н, д. Пустошка, р. Чеснава, 2 VII 1993; там же р-н, окр. д. Бол. Ченцы, 22 VI 1994. Недавно этот гибрид был отмечен в соседней Вологодской обл. (Папченков, Лисицына, 1992).

***C.* × *peraffinnis* App. (*C. cespitosa* L. × *C. nigra* (L.) Reichard). Брейтовский р-н, вырубка по р. Шипинке, 6 VII 1991. В сводках по флоре бывшего Советского Союза и его европейской части данный гибрид упоминается без каких-либо сведений о распространении (Кречетович, 1935; Егорова, 1976).

***Centaurea* × *livonica* Weinm. (*C. jacea* L. × *C. phrygia* L.). Даниловский р-н, окр. д. Ищейка, луг, 24 VII 1994; Рыбинский р-н, окр. д. Вартаково, луг в пойме р. Ухра, 24 VII 1994. Показан как часто встречающийся гибрид без указания области распространения (Черепанов, 1994).

C. pseudophrygia C. A. Mey. Переславский р-н, холм к юго-востоку от Тархова холма, опушка ельника, 14 VIII 1990. Был известен из Ярославского и Рыбинского районов (Определитель..., 1986), недавно приведен для Некрасовского р-на (Богачев, Борисова, 1995).

Centaurium erythraea Rafn. Угличский р-н, окр. биостанции «Улейма», обочина дороги, 5 VII 1989. Приводился для Ярославского, Некрасовского (Определитель..., 1986) и Некоузского (Папченков, Лисицына, 1993) районов.

Chaerophyllum bulbosum L. Большесельский р-н, окр. с. Новое, долина р. Юхоть, 22 VII 1994; Пошехонский р-н, долина р. Керома, закустаренный луг у узкоколейной дороги, 28 VII 1994. Редкий в области вид, известный из Ярославского, Рыбинского и Переславского районов.

Chenopodium acerifolium Andrz. Мышкинский р-н, обочина дороги у моста через р. Сутка выше д. Болохонка, 19 VII 1994. Согласно «Флоре» П. Ф. Маевского (1964), вид встречается в долине р. Волги, от Ярославля до Волгограда, однако в региональных флористических сводках по Верхней Волге он отсутствует.

**C. acuminatum* Willd. f. *virgatum* (Moq.) Aellen. Г. Рыбинск, ж.-д. полотно между станциями Рыбинск-товарная и Рыбинск-пассажирская, 6 VIII 1994. Ближайшее местонахождение этого заносного вида — г. Иваново (Борисова, 1993б).

Conioselinum tataricum Hoffm. Некрасовский р-н, окрестности деревень Бол. и Мал. Выходы, луг у оз. Никольское, 6 VIII 1988; Пошехонский р-н, долина р. Керома, закустаренный луг у узкоколейной дороги, 28 VII 1994; Первомайский р-н, окр. с. Всесвятское, откос берега р. Ухтома, 25 VII 1994. Для области приводился (Определитель..., 1986) лишь со сылкой на «Флору» Маевского (1964).

Coryspermum declinatum Steph. Окр. г. Рыбинска, обочина дороги на д. Сельцо-Макарово, 24 IX 1994. Был указан для Ярославского р-на.

***C. redowskii* Fischer ex Fenzl. Окр. г. Рыбинска, обочина дороги на д. Сельцо-Макарово, 13 VIII 1994. Восточносибирское растение (Ломоносова, 1992), в качестве заносного известное из окр. г. Киева (Мосякін, 1988). Для европейской части России приводится впервые.

Crepis sibirica L. Пошехонский р-н, окр. д. Яковцево, долина р. Сохоть, заросли черемухи, 27 VII 1994. Вид был известен лишь из восточных районов области.

Cucubalis baccifer L. Любимский р-н, берег р. Соть ниже д. Пуршево, 15 VIII 1991, Е. Иванова. Приводился для Ростовского р-на.

Cuscuta epithymum (L.) L. Нами собирался в Угличском и Некрасовском, Рыбинском и Большесельском районах, был известен из Тутаевского и Любимского районов, что не позволяет согласиться с отнесением его к редким видам (Определитель..., 1986).

Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fressen. Ярославский р-н, обочина новой шоссейной дороги Ярославль—Москва, 12 VII 1993. Вторая находка в области этого интенсивно распространяющегося адвентивного вида (Папченков, Лисицына, 1993).

***Dactylorhiza* × *ambigua* (Kerner) Sundermann (*D. incarnata* (L.) Soó × *D. maculata* (L.) Soó). Угличский р-н, окр. г. Углича, остров в заливе Рыбинского вдхр. по р. Корожечна, 27 VI 1994. Редкий гибрид, встречающийся в местах совместного произрастания родительских видов (Аверьянов, 1991).

Elatine triandra Schkuhr. Пошехонский р-н, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 27 VII 1994. Был указан для Ростовского и Переславского районов.

Eleocharis uniglumis (Link) Schult. Угличский р-н, сырой берег р. Корожечна у деревень Хлудово и Чурилово, 20 VII 1994. Редкий вид, ранее известный только из восточных районов области.

***Epilobium montanum* L. × *E. adenocaulon* Hausskn. Рыбинский р-н, д. Сельцо-Макарово, ручей, 14 VIII 1994.

***Equisetum arvense* L. × *E. sylvaticum* L. Рыбинский р-н, окр. д. Седлово, берег лесного ручья, 23 VII 1994.

В литературе упоминаний о 2 последних гибридах мы не встречали.

Euphorbia borodinii Sambuk. Г. Рыбинск, обочина дороги, 12 VIII 1994, Гарин. Редкий в области вид, известный из Ярославского, Тутаевского и Ростовского районов.

E. cyparissias L. Мышкинский р-н, д. Фроловское, склон долины р. Сутка, березняк, 19 VII 1994. Редкий вид для флоры области, известный по находкам в Некоузском и Ярославском районах.

**E. uralensis* Fisch. ex Link. Г. Рыбинск, газон у Речного училища, 5 X 1994; там же, обочина дороги, 15 VIII 1994, Гарин. На Верхней Волге ранее был встречен в Ивановской обл. (Шилов и др., 1992).

**Festuca makutrensis* Zapal. Некоузский р-н, берег Рыбинского вдхр. выше д. Поводнево, 27 VI 1994. Ареал вида охватывает Верхне-Волжский флористический р-н (Цвелев, 1974), но для флоры области вид отмечен не был.

Galinsoga ciliata (Rafin) Blake. Некоузский р-н, пос. Борок, обочина дороги, 2 VIII 1994. Заносный вид, указывался ранее для Ярославского и Некрасовского районов.

***Galium album* Mill. × *G. ruthenicum* Willd. Брейтовский р-н, луг по склону долины в среднем течении р. Вая, 16 VII 1993. Литературные источники с упоминанием подобного гибрида нам не известны.

***G. pseudoboreale* Klok. Некоузский р-н, берег р. Латка у д. Переслегино, 29 VI 1993, Г. Ляшенко. Обычно рассматривается в составе *G. boreale* L., поэтому сведения о его распространении на территории России отсутствуют.

***G.* × *pseudorubioides* Klok. Г. Рыбинск, луг у Софийского кладбища, 28 VIII 1994, Гарин. По мнению Цвелева (1986), это широко распространенный гибрид между *G. boreale* L. и *G. physocarpum* Ledeb., ошибочно принимаемый за *G. septentrionale* Roem. et Schult. Однако указаний на его произрастание в Верхне-Волжском регионе пока не было. Ближайшее местонахождение этого растения — в Марий Эл (Папченков, 1990).

G. ruthenicum Willd. Брейтовский р-н, среднее течение р. Вая, луг по склону долины, 16 VII 1993. Ранее вид был известен только из Ярославского р-на области.

**Hypericum elegans* Steph. Угличский р-н, луг в пойме р. Улейма ниже д. Бурцево, 21 VII 1994. Ближайшее местонахождение вида — в Тверской обл. (Веселов, Хохряков, 1995; Нотов, Батурина, 1995).

***Inula subhirta* C. A. Mey. Пошехонский р-н, д. Ильинское, закустаренный луг в пойме р. Сога, 28 VII 1994. Вид характерен для южных и средних областей европейской части России (Маевский, 1964).

**Kochia scoparia* (L.) Schrad. Ростовский р-н, д. Новая, во дворе дома, 19 IX 1989. В бассейне р. Волги вид в качестве заносного был известен из Нижегородской обл. (Маевский, 1964) и из районов, расположенных к югу от нее (Папченков, 1990 и др.).

***Lactuca chaixii* Vill. (*L. quercina* L. subsp. *chaixii* (Vill.) Čelak.). Г. Рыбинск, под стеной дома на ул. 9 Мая, 31 VIII 1994. Западноевропейский вид, распространенный в южных и юго-западных областях России (Конечная, 1989).

***Lapsana intermedia* Bieb. Г. Рыбинск, газон в парке, 26 IX 1994. На территории европейской части России вид был известен только из окр. г. Звенигорода (Подмосковье) и из г. Павловска Ленинградской обл. (Цвелев, 1989а).

***Leucanthemum praecox* (Horvatič) Horvatič (*L. vulgare* Lam. subsp. *vulgare*). Первомайский р-н, окр. д. Федоровское, обочина дороги, 25 VII 1994. Отмечается как редкий вид, распространенный почти по всей европейской части России, но более характерный для ее западных районов (Цвелев, 1994).

***Lolium* × *hybridum* Hausskn. (*L. perenne* L. × *L. multiflorum* Lam.). Г. Рыбинск, ж.-д. пути, 6 VIII 1994. Приводился для флоры Марий Эл (Папченков, 1990).

***L. rigidum* Gaudin var. *perenne* Grossh. Большесельский р-н, обочина дороги между деревнями Миглино и Федорково, 22 VII 1994. На европейской территории России в качестве заносного вид был известен только из Ленинградской обл. (Цвелев, 1976, 1977), а многолетняя вариация вида была показана лишь для Кавказа (Цвелев, 1976).

***L. rigidum* Gaudin × *L. multiflorum* Lam. Г. Рыбинск, ж.-д. полотно между станциями Рыбинск-товарная и Рыбинск-пассажирская, 6 VIII 1994. Упоминаний о подобном гибриде в литературе мы не встречали.

Lotus dvinensis Min. et Ulle. Угличский р-н, луг возле Угличского шлюза, 12 VI 1960, В. Экзерцев; Некрасовский р-и, луг по берегу Горьковского вдхр. у с. Черная Заводь, 26 VI 1960, В. Экзерцев. Ранее в области вид был известен из долины р. Которосль (Миняев, Улле, 1987).

***Melampyrum laciniatum* Koshevn. et Zing. Переславский р-н, окр. пос. Лось, низовья р. Кубрь, берег, 19 VIII 1992. Западноевропейский вид, иа территории европейской части России тяготеющий к северным и западным ее районам (Цвелев, 1981).

***Melandrium album* (Mill.) Garcke × *M. dioicum* (L.) Coss. et Germ. Переславский р-н, берег р. Сухона, 7 VIII 1992; там же, верховье р. Кубрь в 2 км от с. Новое, берег реки, 10 VIII 1992; там же, берег р. Кубрь в 1 км ниже моста на трассе Переславль—Москва, 10 VIII 1992. В литературе упоминаний о подобном гибриде мы не встречали.

***Myriophyllum sibiricum* Kom. Брейтовский р-н, окр. д. Чаяново, озеро в лесу, 21 VII 1993; Рыбинский р-н, окр. д. Высокое, р. Ухра, 22 VII 1994; Угличский р-н, с. Дубровино, р. Юхоть, 21 VII 1994. Недавно восстановленный вид (Волобаев, 1992), судя по карте ареала (Гриенталь, 1993), ближайшие его местонахождения — в Вологодской обл. и на р. Оке.

Nuphar × *intermedia* Ledeb. Гибридогенный вид, недавно приведенный для флоры области в качестве новинки (Папченков, Лисицына, 1992), оказался весьма обычным на многих притоках Рыбинского вдхр. (Папченков и др., 1995). В 1994 г. он собран нами в Мышкинском р-не на р. Сутке у д. Старово и с. Фроловское; в Угличском р-не — на реках Постная и Корожечна у д. Бол. Ильинское; в Рыбинском р-не — на р. Ухра в окр. д. Вартаково, у д. Черемушки и на ручье в окр. д. Саха; в Пошехонском р-не — на р. Репа у д. Ивановское, на р. Согожа у с. Селиверстово, д. Высоково и с. Воскресенское, на р. Сога у деревень Ильинское и Горка, на р. Сохоть у д. Яковцево, на р. Керома у д. Старопетровское; в Первомайском р-не — на р. Ухтома у пос. Кухобой; в Даниловском р-не — в верховьях в. Ухра и на р. Вожера в окр. д. Извалки.

N. pumila (Timm.) DC. Рыбинский р-н, окр. д. Вартаково, р. Ухра, 24 VII 1994; Пошехонский р-н, д. Ивановское, р. Репа, 27 VII 1994. Это новые районы распространения пока редкого, но явно расселяющегося в области вида (Определитель..., 1986; Папченков, Лисицына, 1992).

Nymphaea alba L. Угличский р-н, д. Бол. Ильинское, р. Корожечна, 20 VII 1994. Кроме того, здесь же встречена *N. alba* var. *minoriflora* Asch. Эта разновидность собрана также в старице р. Улейма у д. Фалюково Угличского р-на, 21 VII 1994. Редкий в области вид, ранее известный из Ярославского и Брейтовского районов.

***Oenothera ammophilla* Focke. Некрасовский р-н, обсохшая песчаная отмель р. Волги напротив впадения р. Солоница, 22 VIII 1988. На территории бывшего Советского Союза это американское растение, занесенное в Европу, было известно лишь с Украины (Котов, 1974).

O. rubricaulis Klebahn. Ярославский р-н, сухая песчаная опушка соснового леса у шоссе, 9 VII 1993. Эта вторая находка распространяющегося в области адвентивного растения (Папченков, Лисицына, 1993).

**Ononis arvensis* L. Рыбинский р-н, окр. д. Высокое, луг в долине р. Ухра, 22 VII 1994. Указан для соседних Тверской (Нотов, 1991) и Костромской (Богачев, 1968) областей.

Petasites hybridus (L.) Gaertn., Mey. et Schreb. Угличский р-н, пос. Льноводов, обочина шоссе на с. Нефедьево, 21 VII 1994. Кроме того, значительные по размерам группировки вида существуют у полотна ж.-д. Москва—Рыбинск в районе станций Маслово, Некоуз, Шестихино (Некоузский р-н) и Кобостово (Рыбинский р-н). Ранее в области вид был известен только из Переславского р-на.

***Pilosella calolepidea* (Norrl.) Schljak. × *P. lychnaea* Norrl. Рыбинский р-н, окр. д. Бол. Ищейки, луг у леса, 24 VII 1994. Родительские виды данного гибрида встречаются в Двинско-Печерском флористическом районе (Шляков, 1989).

**P. dissoluta* (Naeg. et Peter) Schljak. Рыбинский р-н, окр. д. Селишки, луг, 6 VII 1994. Ареал вида охватывает Верхне-Волжский флористический район (Шляков, 1989).

***P.* × *leptothyrsoides* (Zahn.) Schljak. Некоузский р-н, окр. пос. Борок, 24 VI 1994. Вид распространен к северу и востоку от Верхней Волги (Шляков, 1989).

Populus laurifolia Ledeb. и *P. suaveolens* Fisch. Угличский р-н, окр. д. Бол. Лисицыно, остров на Рыбинском вдхр., 12 VII 1993. Небольшая рощица из этих 2 видов тополей образовалась, очевидно, на месте бывшего здесь до создания водохранилища населенного пункта.

**Potamogeton* × *babingtonii* A. Benn. (*P. lucens* L. × *P. praelongus* Wulf.). Даниловский р-н, р. Ухра, 24 VII 1994; Первомайский р-н, д. Фоминское, р. Ухтома, 25 VII 1994; Рыбинский р-н, р. Ухра у д. Вартаково, 24 VII 1994; там же, р. Ухра у д. Черемушки, 23 VII 1994; Угличский р-н, р. Корожечна в окр. д. Бол. Ильинское, 20 VII 1994; там же, р. Улейма, пруд у д. Ермаково, 21 VII 1994. Данный гибридогенный вид на Верхней Волге стал известен недавно по находке в Тверской обл. (Лисицына и др., 1993).

**P.* × *cognatus* Aschers. et Graebn. (*P. perfoliatus* L. × *P. praelongua* Wulf.). Пошехонский р-н, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 22 VII 1994; там же, д. Высоково, правый приток р. Согожа, 27 VII 1994; там же, д. Токарево, р. Ухтома, 27 VII 1994; Рыбинский р-н, д. Черемушки, р. Ухра, 23 VII 1994. Показан для Верхне-Волжского флористического района (Юзепчук, 1934), известен со Средней Волги (Лисицына и др., 1993; Папченков, 1995).

***P.* × *cooperi* (Fryer) Fryer (*P. perfoliatus* L. × *P. crispus* L.). Рыбинский р-н, р. Ухра в окр. д. Высокое, 22 VII 1994; там же, р. Ухра в окр. д. Вартаково, 24 VII 1994; там же, р. Ухра в окр. д. Черемушки, 23 VII 1994. В пределах бывшего Советского Союза приводился для Литвы (Галинис, 1964).

***P.* × *decipiens* Nolte ex Koch. (*P. lucens* L. × *P. perfoliatus* L.). Угличский р-н, д. Бол. Ильинское, р. Корожечна, 20 VII 1994; Рыбинский р-н, д. Высокое, р. Ухра, 22 VII 1994; там же, д. Вартаково, р. Ухра, 24 VII 1994; Пошехонский р-н, д. Шулгино, р. Сога, 28 VII 1994; там же, с. Кремнево, р. Кештома, 29 VII 1994. Был известен из Ладого-Ильменского флористического района (Юзепчук, 1934), недавно приведен для Вологодской обл. (Лисицына и др., 1993).

P. graminifolius (Fries) Fryer. Брейтовский р-н, залив Рыбинского вдхр. по р. Редьма, 11 VII 1991; Пошехонский р-н, д. Ивановское, р. Репа, 27 VII 1994; там же, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 27 VII 1994. Вид агрегации *P. gramineus* L. (Папченков, 1995), весьма обычный на Рыбинском вдхр. (Лисицына, 1990), но редкий вне его (Определитель..., 1986).

***P. graminifolius* (Fries) Fryer × *P. longifolius* J. Gay. Даниловский р-н, д. Стрепково, р. Ухра, 24 VII 1994. В литературе сведения о подобном гибриде нам не встречались.

***P.* × *griffithii* A. Bennett (*P. alpinus* Balb. × *P. praelongus* Wulf.). Угличский р-н, д. Ермолово, пруд на р. Улейма, 21 VII 1994. Редко встречающийся гибрид (Мяэметс, 1979), отмечен для Литвы (Галинис, 1964).

***P. henningii* A. Bennett. Некрасовский р-н, близ д. Бол. Выходы, 12 VIII 1987. Известен со Средней Волги (Папченков, 1995).

P. heterophyllus Schreb. Пошехонский р-н, д. Ивановское, р. Репа, 27 VII 1994. Второй представитель aggr. *P. gramineus*, судя по материалам со Средней Волги (Папченков, 1995), гораздо более редкий, чем первый.

**P. interruptus* Kit. Некрасовский р-н, р. Солоница у д. Бол. Выходы, 12 VIII 1987. Показан для Верхне-Волжского флористического района (Юзепчук, 1934), но для флоры области известен не был.

***P. lacunatus* Hagstr. Пошехонский р-н, окр. д. Грабежево, ручей Хмелевка, заболоченная старица, 29 VII 1994. Ближайшие местонахождения вида — в Чувашии и Татарстане (Папченков, 1995). Указывался для болотных водоемов Эстонии, Карелии, Архангельской обл. и Западной Сибири (Мяэметс, 1979).

**P. longifolius* J. Gay. Пошехонский р-н, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 27 VII 1994; там же, с. Селиверстово, р. Согожа, 26 VII 1994. Для Верхней Волги приводился С. В. Юзепчуком (1934).

***P.* × *nerviger* Wolfg. (*P. alpinus* Balb. × *P. lucens* L.). Пошехонский р-н, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 27 VII 1994. Редкий гибрид (Мяэметс, 1979), в пределах бывшего Советского Союза известен из Литвы (Галинис, 1964).

**P.* × *nitens* Weber (*P. graminifolius* (Fries) Fryer × *P. perfoliatus* L.). Первомайский р-н, д. Фоминское, р. Ухтома, 25 VII 1994. Достаточно распространенный гибрид (Юзепчук, 1934; Мяэметс, 1979). Ближайшие его местонахождения — в Вологодской и Нижегородской областях (Лисицына и др., 1993).

P. praelongus Wulf. Даниловский р-н, р. Соть в окр. д. Богданово, 15 VIII 1991; Угличский р-н, д. Ермолово, пруд на р. Улейма, 21 VII 1994. Редкий в области вид, ранее отмечался лишь для Ростовского р-на.

***P.* × *prussicus* Hagstr. (*P. alpinus* Balb. × *P. perfoliatus* L.). Пошехонский р-н, д. Токарево, р. Ухтома, 25 VII 1994; Первомайский р-н, пос. Кукобой, р. Ухтома, 25 VII 1994; там же, окр. с. Всесвятское, р. Шелекша, 25 VII 1994. Редкий гибрид (Мяэметс, 1979). Известен из Литвы, окр. г. Каунаса (Галинис, 1964).

***P.* × *pseudofriesii* Dandy et Taylor (*P. friesii* Rupr. × *P. acutifolius* Link). Мышкинский р-н, зона подпора Рыбинского вдхр. по р. Юхоть, у ж.-д. моста, 27 VI 1994. На территории России подобный гибрид отмечается впервые.

**P.* × *venustus* Baagoe (*P. alpinus* Balb. × *P. crispus* L.). Рыбинский р-н, р. Ухра в окр. д. Высокое, 22 VII 1994; Пошехонский р-н, окр. с. Воскресенское, р. Согожа, 27 VII 1994. Очень редкий гибрид. Ни для флоры СССР (Юзепчук, 1934), ни для флоры его европейской части (Мяэметс, 1979) он не приводился. Но на Волге в пределах Ивановской обл. недавно был найден рдестовый гибрид, родительской парой которого, возможно, были *P. alpinus* и *P. crispus* (Голубева, Захарова, 1993).

**P.* × *zizii* Hert. et Koch (*P. graminifolius* (Fries) Fryer × *P. lucens* L.). Пошехонский р-н, д. Ильинское, р. Сога, 28 VII 1994. Ранее данный гибридогенный рдест в бассейне Волги отмечался для Тверской и Костромской областей и Татарстана (Лисицына и др., 1993; Папченков, 1995).

***Potentilla heidenreichii* Zimmeter. Окр. г. Рыбинск, луг у дороги на д. Селишки, 10 VII 1994. Ближайшие местонахождения вида — в Вологодской обл. (Станков, Талиев, 1957) и на Средней Волге (Папченков, Шпак, 1992, и др.).

***Ptarmica vulgaris* DC. × *P. cartilaginea* (Ledeb.) Ledeb. Г. Рыбинск, р. Коровка, берег, 21 VIII 1994. Из литературных источников подобный гибрид нам не известен.

**Ribes hispidulum* (Jancz.) Pojark. Данный вид нами неоднократно собирался в Брейтовском, Некоузском, Угличском и Рыбинском районах области, тогда как приводимый в качестве обычного для Верхнего Поволжья в целом (Маевский, 1964) и Ярославской области в частности (Определитель..., 1986) вид *R. spicatum* Robson (*R. pubescens* (C. Hartm.). Hedl.) нам найти не удалось.

***R. rubrum* L. × *R. hispidulum* (Jancz.) Pojark. Даниловский р-н, д. Стрепково, берег р. Вожерка, 24 VII 1994. Литературные сведения о подобном гибриде нам не известны.

Rorippa brachycarpa (C. A. Mey.) Hayek. Угличский р-н, окр. биостанции «Улейма», сыроватая канава у дороги из д. Коржово, 27 VI 1990; там же, д. Матвеевка, берег р. Улейма, 21 VII 1994. Редкий в области вид, известный из Переславского р-на.

Sambucus ebulus L. Переславский р-н, ольшаник по восточному склону Тархова холма, 12 VII 1990. В области был известен по находке в Ярославском р-не.

Scirpus tabernaemontanii C. C. Gmel. Угличский р-н, левый берег р. Корожечна напротив д. Сума, выходы грунтовых солоноватых вод, топкое место «Солодь», 8 VII 1990. Редкий для флоры области вид, известный из Переславского и Ростовского районов.

Silene noctiflora L. Переславский р-н, Козья гора у р. Векса напротив бывшего с. Усолье, 24 VIII 1989. В области вид был известен только из Ярославского и Даниловского районов.

Sisymbrium wolgense Bieb. ex Fourn. Г. Рыбинск, автодорожная насыпь, 21 VIII 1994. Интенсивно распространяющийся адвентивный вид, ранее известный в области лишь из Переславского р-на.

**Stellaria uliginosa* Murr. Некоузский р-н, пос. Борок, влажный луг, 23 IX 1994. Новый для флоры области вид, известный из всех смежных областей (Маевский, 1964; Богачев, 1968).

S. crassifolia Ehrh. Переславский р-н, оз. Плещеево, песчаная коса у устья р. Векса, 15 VI 1994; Некоузский р-н, окр. пос. Борок, берег мелиоративной канавы, 7 VII 1994. Редкий в области вид, известный из Большесельского, Переславского и Ростовского районов.

***Swida brachypoda* (C. A. Mey.) Soják. Переславский р-н, берег притока оз. Плещеево, у устья, территория пионерского лагеря «Чайка», 10 IX 1992. Дальневосточный вид, известный с о-ва Сахалин (Пояркова, 1951).

**Tragopogon podolicus* (DC.) S. Nikit. Некоузский р-н, окр. пос. Борок, обочина проселочной дороги, 9 VIII 1994. Заносный вид, на Верхней Волге известный со ст. Вышний Волочек Тверской обл. (Цвелев, 1989б).

**Utricularia australis* R. B. (*U. neglecta* Lehm.). Брейтовский р-н, лесное озеро у д. Чаяново, 14 VII 1993; там же, осоковое болото, 13 VII 1994; Некоузский р-н, с. Лацкое, нижняя часть пруда на р. Латка, 2 VII 1993; Угличский р-н, д. Бол. Ильинское, р. Корожечна, 20 VII 1994; там же, зона подпора Рыбинского вдхр. по р. Корожечна, 20 VII 1994. На Верхней Волге вид был известен из Ивановской и Нижегородской областей (Маевский, 1964; Богданова, Шилов, 1990).

Все гербарные материалы из упомянутых в статье местонахождений или их дубликаты, за исключением сбора *Anthericum ramosum*, хранятся в гербарии ИБВВ РАН; дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 33—42.

Белозеров П. И. Новые виды растений для флоры Костромской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 6. С. 875—876.

Богачев В. В., Борисова М. А. О нахождении новых и редких растений в Ярославской области // Флора Центральной России. Матер. Российск. конф. М., 1995. С. 43—46.

Богачев В. К. Флора Ярославского Поволжья и ее генезис // Растительный покров Ярославского и Костромского Поволжья, его генезис и преобразование. Ярославль, 1968. С. 3—198.

Богданова М. А., Шилов М. П. Флористические находки в окрестностях города Плеса // Матер. Третьей науч.-практ. конф. «Проблемы изучения Плеса». Плес, 1990. С. 95—97.

Борисова Е. А. К адвентивной флоре г. Плеса // Плесский сб. Плес, 1993а. Вып. 1. С. 247—248.

Борисова Е. А. О новых заносных видах растений Ивановской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993б. Т. 98. Вып. 1. С. 130—134.

Веселов Н. В., Хохряков А. П. Состав, распространение и экология кальцефильной флоры на Средней Волге // Флора Центральной России. Матер. Российск. конф. М., 1995. С. 37—41.

Волобаев П. А. Род *Myriophyllum* в Сибири // Сиб. биол. журн. 1992. Вып. 2. С. 67—72.

Галинис В. Рдесты — *Potamogeton* L. Литовской ССР. Флора, экология, распространение, теоретическое и практическое значение их изучения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 16 с.

Голубева М. А., Захарова Т. Ю. К водной и прибрежно-водной флоре Плесского музея-заповедника // Плесский сб. Плес, 1993. Вып. 1. С. 249—256.

Гриенталь А. Р. Заметка о видах *Myriophyllum spicatum* L. и *M. sibiricum* Kom. (*Haloragaceae*) // Нов. сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 107—109.

Гусев Ю. Д. Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей европейской России // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 6. С. 904—909.

Димитриев А. В., Абрамов Н. В., Мининзон И. Л. и др. О распространении *Ambrosia artemisiifolia* (*Asteraceae*) в Волжско-Камском регионе // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 79—83.

Егорова Т. В. Сем. *Cyperaceae* Juss. — Осоковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 83—219.

Игнатов М. С., Макаров В. В. Дополнение к адвентивной флоре Московской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 849—854.

Иконников С. С. Род *Anthericum* L. — Венечник // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 214.

Конечная Ю. Г. Род *Lactuca* L. — Латук // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 120—124.

Котов М. И. Новые адвентивные виды *Oenothera* L. в европейской части СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 538—540.

Кречетович В. И. Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 111—464.

Лисицына Л. И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 3—49.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. (Определитель цветковых растений). СПб, 1993. 220 с.

Ломоносова М. Н. Семейство *Chenopodiaceae* — Маревые // Флора Сибири. Новосибирск, 1992. Т. 5. С. 135—183.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. Л., 1964. 880 с.

Миняев Н. А., Улле З. Г. Род Лядвинец — *Lotus* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 103—115.

Мосякін С. Л. Критический перегляд виді в роду *Corispermum* L. флори України // Укр. бот. журн. 1988. Т. 45. № 5. С. 19—23.

Мяэметс А. А. Род Рдест — *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 176—192.

Нотов А. А. Новые данные о флоре юго-востока Тверской области // Флора и растительность южной тайги. Тверь, 1991. С. 99—105.

Нотов А. А., Батурина О. Ю. О распространении степных и лесостепных растений на территории Тверской области // Флора Центральной России. Матер. Российск. конф. М., 1995. С. 36—37.

Определитель высших растений Ярославской области. Ярославль, 1986. 182 с.

Папченков В. Г. О флористических находках в Марийской АССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1773—1778.

Папченков В. Г. Род *Potamogeton* L. на Средней Волге // Флора Центральной России. Матер. Российск. конф. М., 1995. С. 130—132.

Папченков В. Г., Бобров А. А., Чемерис Е. В. Флора водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Там же. 1995. С. 41—43.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. О флористических находках в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 94—98.

Папченков В. Г., Лисицына Л. И. Флористические находки в Верхнем Поволжье // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 87—91.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флористические находки на островах и мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 84—94.

Пояркова А. И. Сем. Кизиловые — *Cornaceae* Link // Флора СССР. М.—Л., 1951. Т. 17. С. 315—348.

Прилепский Н. Г., Жмылев П. Ю., Карпухина Е. А. К флоре Костромской области: интересные находки сосудистых растений в ее восточной части // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 1. С. 139—143.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1957. 741 с.

Цвелев Н. Н. Сем. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.) — Злаки // Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 117—368.

Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Цвелев Н. Н. О некоторых адвентивных растениях Ленинградской области // Нов. сист. высш. раст. 1977. Т. 14. С. 244—255.

Цвелев Н. Н. Род Марьянник — *Melampyrum* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 258—267.

Цвелев Н. Н. Заметки о некоторых видах подмаренника (*Galium* L., *Rubiaceae*) флоры СССР // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 153—160.

Цвелев Н. Н. Род Бородавник — *Lapsana* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1989а. Т. 8. С. 18—20.

Цвелев Н. Н. Род Козлобородник — *Tragopogon* L. // Там же. 1989б. С. 46—56.

Цвелев Н. Н. Триба *Anthemideae* Cass. // Флора европейской части СССР. СПб, 1994. Т. 7. С. 106—150.

Черепанов С. К. Род Василек — *Centaurea* L. // Там же. 1994. С. 260—288.

Шилов М. П., Силаева Т. Б., Борисова Е. А., Шилова Т. Н. Новые адвентивные виды растений во флоре Ивановской области // Иваново-Вознесенский край: история и современность. Матер. II Обл. краевед. конф. Иваново, 1992. С. 88—90.

Шляков Р. Н. Род Ястребиночка — *Pilosella* Hill // Флора европейской части СССР. Л., 1989. Т. 8. С. 300—377.

Юзепчук С. В. Сем. Рдестовые — *Potamogetonaceae* Engl. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 229—265.

Институт биологии
внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.
Ярославский государственный
университет им. П. Н. Демидова

Получено 19 IV 1995

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.542.1(571.6)

© Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская, Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *HIEROCHLOË* (*POACEAE*) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA, E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS IN SPECIES OF THE GENUS *HIEROCHLOË* (*POACEAE*) THE RUSSIAN FAR EAST

Определены числа хромосом (2n) у 6 видов и 1 гибрида из рода *Hierochloë*.

Числа хромосом у образцов с пометкой (Э. *Р*.) определила Э. Г. Рудыка, остальные — А. П. Соколовская (в годы сбора гербарных образцов). Видовую принадлежность зубровок установила Н. С. Пробатова. Подтверждающие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте Дальневосточного отделения РАН, г. Владивосток.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult., **2n = 56**. Корякский автономный округ, Олюторский р-н: окр. пос. Усть-Пахача, склон сопки на левобережье р. Пахача, 1970 г., № 2962, Пробатова; окр. пос. Тиличики, на вершине горы Плоская, 1965 г., № 28, Соколовская; там же, склон морской террасы, 1965 г., № 8, Соколовская. Камчатка: Быстринский р-н, окр. пос. Эссо, склон сопки на высоте около 800 м над ур. м., 1959 г., № 212, Соколовская; Елизовский р-н: окр. пос. Начики, гора Начикинское Зеркальце, 1959 г., № 65, Соколовская; Кроноцкий заповедник, кальдера вулкана Узон, горная тундра на высоте 600 м над ур. м., 1982 г., № 6058, Пробатова, Рудыка.

О-в Сахалин, Макаровский р-н, гребень сопки в окр. пос. Заозерное, 1980 г., № 5827, Курченко, Дорохина.

Hierochloë glabra Trin. aggr.

H. glabra Trin., **2n = 28**. Амурская обл.: Селемджинский р-н, в 14 км к югу от пос. Норск, левобережье р. Селемджа напротив пристани Дагмара, обочина дороги, 1976 г., № 4450, Пробатова; Свободненский р-н, окр. с. Мал. Сазанка, эродированный юго-восточный склон, 1976 г., № 4427, Пробатова; окраина г. Благовещенска, сырой луг с доминированием *Arctopoa subfastigiata*, близ ж.-д., 1975 г., № 4197, Пробатова. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, правобережье р. Уссури, песчаный берег реки, 1979 г., № 5474, Мельникова; 5-й км трассы Бычиха—Казакевичево, отмели берега р. Уссури, 1993 г., № 7081, Пробатова (Э. *Р*.); окр. г. Комсомольска-на-Амуре, суглинистый склон берега р. Амур, 1976 г., № 4336, Пробатова. Приморский край, Дальнегорский р-н: послелесный склон в окр. пос. Дальнегорск, 1984 г., № 6409, Пробатова, Гуларьянц; окр. пос. Рудная Пристань, 1984 г., № 6535, Пробатова, Гуларьянц; Кавалеровский р-н, берег старицы на окраине пос. Кавалерово, 1978 г., № 4945, Селедец; Анучинский р-н, с. Анучино, на пустыре у Краснополянского леспромхоза, 1978 г., № 4949, Селедец; Черниговский р-н, в 12 км от с. Черниговка к с. Вадимовка, обочина дороги, 1979 г., № 5481, Пробатова, Рудыка; Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, склон сопки, поляна в дубняке (памятник природы «Дубовая роща»), 1984 г., № 6439, Пробатова; Уссурийский р-н, окраина г. Уссурийска, на ж.-д. насыпи в районе 5-го км, 1979 г., № 5530, Пробатова, Рудыка; обочина дороги при выезде из г. Уссурийска по направлению к г. Владивостоку, 1978 г., № 4977, Шелковникова; Надеждинский р-н, окраина с. Вольно-Надеждинское, 1978 г., № 4934, Пробатова, Рудыка; г. Находка, на подъездных путях к морскому порту, 1979 г., № 5459, Пробатова; залив Петра Великого, о-в Путятина, у дороги на оз. Корейское, 1982 г., № 6149, Пробатова, Рудыка; окр. г. Владивостока: вторичный луг на плато в районе 14-го км, 1974 г., № 3872, Пробатова; бухта Тихая, юго-западный склон, 1979 г., № 5458, Рудыка: природный лесопарк в районе ж.-д. ст. Океанская, опушка дубового леса, 1978 г., № 4931, Пробатова; мыс Песчаный напротив г. Владивостока, щебнистый склон морской террасы, 1978 г., № 5241, Пробатова; Хасанский р-н: в 40 км к западу от пос. Раздольное, окр. с. Кравцовка, эродированные участки в долине р. Грязная, 1980 г., № 5692, Пробатова; песчаный берег моря в окр. пос. Славянка, 1994 г., № 7130, Бурундукова; бухта Троица, берег бухты Песчаная, 1979 г., № 5535, Пробатова, Рудыка; окр. с. Андреевка, песчаный берег бухты Рисовая, 1979 г., № 5513, Пробатова, Рудыка. **2n = 28, 42**. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, песчаный берег р. Уссури под сопкой Башмачковой, 1993 г., № 7170, Пробатова (*Э. Р.*). Приморский край, окр. г. Владивостока, приморская низина, у старой ж.-д. насыпи близ ст. Угольная, 1979 г., № 5439, Пробатова. **2n = 42**. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, отмели р. Уссури, мыс Черепаший, 1993 г., № 7172 (7088), Пробатова (*Э. Р.*). Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, на насыпи ж.-д. ветки на ст. Хасан, 1981 г., № 6016, Пробатова, Рудыка.

H. kamtschatica (Probat.) Probat. (*H. glabra* subsp. *kamtschatica* Probat.), **2n = 42**. Камчатка: Елизовский р-н, морская терраса в окр. пос. Халактырка, приморский луг близ устья р. Халактырка, 1972 г., № 3667, Пробатова (тип подвида!); Усть-Камчатский р-н, окр. пос. Козыревск, р. Пахча, на песке у опушки леса, 1982 г., № 6069, Безделева; Елизовский р-н, окр. г. Елизово, песчаный насыпной холм у автозаправочной станции, 1982 г., № 6072, Пробатова, Рудыка. Курильские о-ва, о-в Шумшу, песчаные дюны с *Leymus mollis* на морском побережье за мысом Чибуйный, близ устья р. Биттоуби, 1978 г., № 5238, Баркалов.

H. sachalinenis (Printz.) Worosch., **2n = 42**. Хабаровский край, Ульчский р-н: южный берег оз. Кизи напротив пос. Чильба, Каменный мыс, опушка леса, 1978 г., № 5053, Пробатова, Рудыка; обочина дороги в окр. аэропорта Богородское, 1981 г., № 5954, Пробатова, Соколовская; песчаный обрывистый берег р. Амур у с. Богородское, 1981 г., № 5956, Пробатова, Соколовская; окр. с. Солонцы, опушка леса, 1978 г., № 5067, Пробатова, Рудыка; там же, № 5083, Пробатова, Рудыка; галечник в 1.5 км от с. Солонцы в направлении к с. Кольчем, 1978 г., № 5087, Пробатова, Рудыка. Приморский край, Тернейский р-н: окр. пос. Пластун, обочина дороги у аэропорта, 1979 г., № 5552, Пробатова; Сихотэ-Алинский заповедник, берег р. Заболоченная, окр. кордона «Заболоченный», 1979 г., № 5470, Пробатова; окр. г. Владивостока, мыс Анна, эродированный склон морской террасы в бухте Змеинка, 1978 г., № 4928, Рудыка. О-в Сахалин: Макаровский р-н, окр. ж.-д. ст. Пугачево, послелесный луг вдоль дороги на пос. Восточный, 1982 г., № 6215, Пробатова, Рудыка; Корсаковский р-н, морская терраса в 2 км к юго-востоку от пос. Озерск, 1980 г., № 5823, Пробатова.

H. sibirica (Tzvel.) Czer. × *H. glabra* Trin., **2n = 42**. Амурская обл.: Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, долина р. Тында, галечник левого берега реки у моста, 1975 г., № 4000, Пробатова, Рудыка; Свободненский р-н, откос ж.-д. насыпи у г. Свободный, 1976 г., № 4430, Пробатова. **2n = 56**. Амурская обл., Джелтулакский р-н, окр. пос. Тындинский, правобережье р. Тында, окраина болота у старой насыпи БАМ, 1975 г., № 4003, Пробатова, Рудыка.

Hierochloë odorata (L.) Beauv. aggr.

H. annulata V. Petrov (*H. odorata* subsp. *kolymensis* Probat.), **2n = 42**. Магаданская обл., Тенькинский р-н: в 30 км от пос. Нелькоба, высокий песчаный берег р. Колыма, в районе пос. Агробаза, 1972 г., № 3641, Пробатова, Рудыка (тип подвида!); Тенькинская трасса, у моста через р. Тенке, задернованные пески поймы, 1993 г., № 7056, Пробатова (*Э. Р.*). **2n = 56**. Камчатская обл., Корякский автономный округ, Олюторский р-н: щебнистый склон второй морской террасы за пос. Тиличики, 1970 г., № 2839, Пробатова; по склону морской террасы в пос. Тиличики, 1965 г., № 13, Соколовская; берег р. Авьяваям, 1965 г., № 66, Соколовская. Магаданская обл., Ольский р-н, на 5-м км от пос. Ола к г. Магадану, верхняя часть склона морской террасы, 1993 г., № 7093, Пробатова (*Э. Р.*).

H. arctica C. Presl (*H. odorata* subsp. *arctica* (C. Presl) Tzvel.), **2n = 56**. Командорские о-ва, о-в Беринга, окр. пос. Никольское, пески близ устья р. Гаванская, 1971 г., № 3297, Пробатова.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 10 X 1995

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47 + 57) : 58.2

ПАМЯТИ ИДЫ ПАНОВНЫ МАНДЕНОВОЙ
(26 VII 1909—4 IX 1995)

T. V. EGOROVA, A. K. SYTIN. TO THE MEMORY OF IDA PANOVNA MANDENOVA
(26 VII 1909—4 IX 1995)

4 сентября 1995 г. в г. Тбилиси на 87-м году жизни скончалась известный ботаник-систематик, старейший сотрудник Института ботаники АН Грузии, доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Ида Пановна Манденова.

Ида (Анаида) Пановна Манденова родилась 26 июля 1909 г. в г. Тифлисе в семье врача. С детства она любила читать Стендаля и мечтала изучать французскую литературу в Сорбонне. Однако ей пришлось поступить в тифлисский вуз, где готовили специалистов-парфюмеров. Вскоре он был объединен с Сельскохозяйственным институтом Грузии, который она закончила в 1934 г., защитив дипломную работу на тему «Лаковое дерево». Еще будучи студенткой, И. П. начала работать под руководством крупного ботаника, профессора Д. И. Сосновского. В 1934 г. И. П. была зачислена в штат Отдела систематики и географии высших растений Института ботаники Грузии, научной работе в котором она отдала более 60 лет своей жизни.

В 1942 г. в Тбилиси И. П. защитила кандидатскую диссертацию на тему «Лилии Кавказа». В 1960 г. в Ленинграде успешно прошла защита ее докторской диссертации на тему «Систематика трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*)».

Круг научных интересов И. П. был очень широк. Ее перу принадлежат многочисленные труды по систематике представителей семейств *Asteraceae*, *Caprifoliaceae*, *Crassulaceae*, *Fabaceae*, *Liliaceae*, *Plumbaginaceae*, *Poaceae*, *Rubiaceae*, *Saxifragaceae* и др. Но главным объектом ее таксономических исследований было обширное и сложнейшее в систематическом отношении семейство зонтичных (*Umbelliferae*, или *Apiaceae*). Как крупный специалист по этому семейству И. П. была известна не только в странах бывшего СССР, но и за рубежом. Ее таксономические обработки по родам семейства зонтичных опубликованы во «Флоре Турции» и «Флоре Ирана».

Монографическое исследование одного из представителей *Umbelliferae* — рода *Tetrataenium* в мировом объеме стало ее последней работой. И. П. закончила ее в 1993 г., в тяжелое для Грузии время, когда в Институте ботаники АН Грузии не было возможности для публикации научных трудов. И. П. обратилась в редакцию С.-Петербургского ежегодника «Новости систематики высших растений» с просьбой напечатать статью о роде *Tetrataenium*. Но судьба очередного тома этого издания была неизвестна, и поэтому работу И. П. передали для публикации в «Ботанический журнал». Пока статья находилась в процессе редподготовки, И. П. посылала свои дополнения и уточнения, но письма из Тбилиси и обратно шли месяцами, что задерживало выход в свет этой публикации. Мысли об этой статье не покидали И. П. до последнего дня ее жизни. За несколько часов до смерти она написала Т. В. Егоровой письмо (оно было получено уже после кончины И. П.), в котором были такие строки: «...все время думаю о статье о роде *Tetrataenium*, наверное, это моя последняя работа...». Горестно сознавать, что предчувствия И. П. сбылись. Работа И. П. была опубликована в 1995 г. в апрельском номере (№ 4) «Ботанического журнала», но И. П. так об этом и не узнала. В этом же письме И. П. написала: «... счастлива, что успела отослать в Кью и Париж большие коллекции (даже типы!)... Вспоминаю БИН, друзей...». Многие годы И. П. была тесно связана в своей научной деятельности с многими сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН), в особенности с заведующим Отделом систематики и географии высших растений, специалистом по зонтичным чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкиным и монографом некоторых родов сложноцветных, знатоком русской ботанической библиографии С. Ю. Липшицем. Из неопубликованного 5-го тома его «Словаря русских ботаников, Л—М» авторы некролога использовали ранние биографические сведения об И. П. и список ее работ до 1952 г.

И. П. — автор более 80 научных работ, некоторые из них опубликованы в зарубежных изданиях.

В честь И. П. названы род *Mandenovia* Alava (*Tordylium komarovii* Manden.) и ряд видов: *Astragalus idae* Grossh., *Cnidium mandenovae* Gagnidze., *Heracleum idae* Kulieva, *H. mandenovae* Satzyperova, *Pimpinella idae* Takht., *Podospermum idae* Sosn., *Rosa mandenovae* Gadzhieva.

И. П. много путешествовала по Кавказу. Она хорошо знала Армению, Месхетию, особенно любила стационар Эрмани в Южной Осетии, основанный Н. А. Бушем. Ее многочисленные сборы хранятся в Гербарии Института ботаники АН Грузии (TBI); часть из них, как следует из цитированного выше письма, находится в Париже и Кью.

И. П. обладала редкой памятью, живым и наблюдательным умом и добрым юмором. Когда к ней обращались с вопросом о каком-либо коллекторе или давнем маршруте, в ответ быстро получали точную справку. В ее коротких устных новеллах оживали эпизоды счастливой для ботаники эпохи, когда на Кавказе работали А. А. Гроссгейм, Д. И. Сосновский, Н. А. Буш, А. Л. Тахтаджян. Она вспоминала о встречах с Б. М. Козо-Полянским и М. Г. Поповым, но писем их она не сохранила, времена были недобрые. В преемственности научной этики и ботанической культуры для молодых грузинских ботаников роль И. П. трудно переоценить.

И. П. жила не только интересами науки. Старый дом, принадлежавший еще ее отцу, был полон картин и рисунков, многие из которых были подарены художниками. Среди знакомых И. П. были Е. Д. Ахвледиани, В. И. Шухаев. Семья И. П. сохраняла старые культурные традиции, прежде всего музыкальные: близким родственником ее был известный дирижер и педагог К. С. Сараджев, музыкантами оркестра Лианы Исакадзе являются члены ее семьи, музыкой занимается и младшее поколение.

Ботаники, знакомые с И. П., знали ее как в высшей степени интеллигентного, приветливого, доброжелательного, отзывчивого и исключительно деликатного человека.

Светлая память об И. П. Манденовой — выдающемся ученом и прекрасном человеке надолго сохранится в сердцах ее современников.

1936. Заметки о некоторых кавказских зонтичных // Тр. Ин-та ботаники АзССР. Т. 2. С. 271—276.

1937. Материалы к систематике закавказских представителей рода *Bupleurum* L. // Бот. журн. Т. 22. № 5. С. 451—456.

1938. Материалы к биологии цветения и плодоношения лакового дерева // Тр. Тбилисск. бот. ин-та. 1938. Т. 6. С. 71—89.

Новый вид рода *Heracleum* L. из Юго-Осетии // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 2. С. 9—12.

1939. Новый вид камнеломки из Грузии // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 6. С. 19—22.

1940. О новом виде рода *Tordylium* из Дагестана // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 9. С. 39—46.

1941. Критические заметки по зонтичным Кавказа. I // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 10. С. 71—78.

Род *Anthoxantum* L. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 1. С. 143—147.

Род *Digraphis* Trin. // Там же. С. 145.

Род *Leersia* Sw. // Там же. С. 143—144.

Род *Molinia* Schrank // Там же. С. 223—224.

Род *Erythronium* L. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 2. С. 494—495.

Род *Fritillaria* // Там же. С. 490—492.

Род *Lilium* L. // Там же. С. 486—490.

Род *Lloydia* Reichenb. // Там же. С. 495.

Род *Polygonatum* Mill. // Там же. С. 519—521.

Род *Ruscus* L. // Там же. С. 517—518.

Род *Scilla* L. // Там же. С. 495—500.

Род *Tulipa* L. // Там же. С. 492—494.

1942. Лилии Кавказа // Тр. Тбилисск. бот. ин-та. Т. 8. С. 149—206.

О некоторых астрагалах Месхетии // Сообщ. АН ГрузССР. Т. 3. № 1. С. 59—62.

1944. Фрагменты монографии кавказских борщевиков // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 12. С. 13—19.

1945. Некоторые новые и критические зонтичные кавказской флоры // Изв. АН АрмССР. Естеств. науки. Т. 1. С. 69—72.

Сем. *Caprifoliaceae* Juss. // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Ереван: Изд-во АН АрмССР. С. 279—280. (На арм. яз.).

Сем. *Crassulaceae* DC. // Там же. С. 40—42. (Совместно с Ан. А. Федоровым, П. Д. Ярошенко).

Сем. *Dipsacaceae* Juss. // Там же. С. 285—288.

Сем. *Papilionaceae* Giseke // Там же. С. 59—98.

Сем. *Saxifragaceae* Juss. // Там же. С. 38—40. (Совместно с Ан. А. Федоровым, П. Д. Ярошенко).

Сем. *Umbelliferae* Juss. // Там же. С. 246—271.

1947. Кавказские виды рода *Petasites* Gaertn. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 13. С. 69—76.

Материалы к систематике и географии кавказских астрагалов секции *Alopecias* Bunge // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 10. Вып. 1—12. С. 90—99.

О новом кавказском подмареннике // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 13. С. 113—115.

1948. Род *Saxifraga* L. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 4. С. 376—389. (На груз. яз.).

1949. Некоторые новые и критические астрагалы кавказской флоры // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 15. С. 52—56.

Несколько новых критических видов кавказской флоры // Бот. журн. Т. 34. № 3. С. 285—289.

Род *Acacia* Mill. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 5. С. 7.

Род *Astragalus* L. // Там же. С. 156—222.

Род *Cassia* L. // Там же. С. 8—11.

Род *Heracleum* L. // А. А. Гроссгейм. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука. С. 237—241.

Сем. *Leguminosae* Juss. Ключ // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 5. С. 1—7. (Совместно с Д. И. Сосновским).

1950. Два новых вида зонтичных кавказской флоры // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 13. С. 170—173.

Кавказские виды рода *Heracleum*. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. 104 с.

Сем. *Araliaceae* Juss. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 6. С. 335—337.

Сем. *Umbelliferae* Juss. // Там же. С. 338—499.

1951. О роде *Symphyoloma* C. A. Mey. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 16. С. 81—88.

Род *Heracleum* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 17. С. 223—259.

Род *Stenotaenia* Boiss. // Там же. С. 260—266.

Род *Symphyoloma* C. A. Mey. // Там же. С. 222—223.

1952. Сем. *Plumbaginaceae* Juss. // Флора Грузии. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. Т. 7. С. 70—75.

Сем. *Pyrolaceae* Dumort. // Там же. С. 1—5.

1953. Монография рода *Zosimia* Hoffm. // Тр. Тбилисск. бот. ин-та. Т. 15. С. 149—165.

Новый переднеазиатский род семейства губоцветных // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 15. С. 332—337. (Совместно с Е. М. Шенгелия).

О некоторых мареновых кавказской флоры // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 17. С. 57—67.

1954. О двух новых кавказских ромашках // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 16. С. 375—378.

1955. Новые колокольчики Мегрелии // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 18. С. 62—67. (Совместно с Ш. И. Кутателадзе).

1956. Две новые кавказские камнеломки // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 19. С. 9—13.

1958. Новые виды рода *Astragalus* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 20. С. 29—31.

1959. Заметка о роде *Chamaemelum* Vis. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 21. С. 62—67.

Материалы по системе трибы *Pastineae* K.-Pol. emend. Manden. // Тр. Тбилисск. бот. ин-та. Т. 20. С. 3—57.

Новый вид рода *Chamaemelum* Vis. с Кавказа // ДАН АзССР. Т. 15. Вып. 3. С. 249—250.

Новый вид рода *Pyrethrum* с Кавказа // Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. Т. 19. С. 358—359.

1960. Систематика трибы *Pastineae* K.-Pol. emend Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР. 17 с.

1961. Критические заметки по некоторым кавказским видам рода *Pyrethrum* Gaertn. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 22. С. 57—62.

1962. Род *Astragalus* L. // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 4. С. 109—209.

Taxonomic review of Turkish species of *Heracleum* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. Vol. 24. N 2. P. 173—181.

1965. Заметка о *Rosa pisiformis* (Christ) Sosn. // Нов. сист. высш. раст. (1965). С. 144—147.

Новые виды шиповников Восточной Грузии // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 25. С. 17—20.

1967. Новый вид шиповника // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 26. С. 15—17.

1969. Критический обзор некоторых шиповников Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 27. С. 44—62.

1970. Новые таксоны рода *Heracleum* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 28. С. 21—24.

Новый вид рода *Astragalus* L. из Грузии // Там же. С. 103—104.

A revision of *Rosa* in Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. Vol. 30. N 2. P. 327—340.

1973. Новый вид рода *Astragalus* L. из Грузии // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 30. С. 23—25.

Сем. *Apiaceae* (кроме родов *Grammosciadium*, *Eryngium*, *Sanicula*, *Astrantia*, *Actinolema*) // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 6. С. 251—427.

1975. Заметки по таксономии некоторых видов рода *Astragalus* L. флоры Турции // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 31. С. 20—25.

1976. О новом виде шиповника с Кавказа // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 33. С. 10—12.

1977. Заметка о видах *Saxifraga laevis* Bieb. и *S. pseudolaevis* Oett. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 34. С. 16—20.

1978. Contribution a l'etude du genre *Tetrataenium* (DC.) Manden. // Ombelliferes. Contrib. pluridisc. Syst. Actes 2 Symp. Int. Perpignan. P. 675—725. (Совместно с J. Carbonier, M.-C. Carbonier-Jarreau, A.-M. Cauwet-Marc, M. T. Cerceau-Larrival).

1980. Сем. *Rubiaceae* Juss. // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 7. С. 50—102.

1981. Конспект системы рода *Heracleum* L. (*Umbelliferae*) // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 37. С. 19—20.

Род *Astragalus* L. (исключая подрод *Tragacantha* Mill.) // Флора Грузии. Тбилиси: Мецниереба. Т. 7. С. 254—342.

1982. Критические заметки о некоторых видах секции *Trachycercis* Bunge рода *Astragalus* L. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 38. С. 8—13.

1984. Заметка о виде *Astragalus bungeanus* Boiss. // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 40. С. 19—22.

1986. Любовь Манучаровна Кемулярия-Натадзе (1891—1985). Некролог // Бот. журн. Т. 71. № 12. С. 1696—1697.

1987. К систематике рода *Tetrataenium* (DC.) Manden. (*Umbelliferae*). I // Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси). Вып. 41. С. 43—49.

Tetrataenium (DC.) Manden. // Flora Iranica. Graz. Vol. 162. P. 502—506.

1995. Обзор видов рода *Tetrataenium* (*Apiaceae*) // Бот. журн. Т. 80. № 4. С. 90—96.

А. А. Колаковский. Флора Абхазии. Т. 4 / Отв. ред. **И. П. Манденова**. Тбилиси: Мецниереба, 1986.

© *Т. В. Егорова, А. К. Сытин*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 13 XI 1995

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

АЛЕКСАНДР БЕБУТОВИЧ ШЕЛКОВНИКОВ

(к 125-летию со дня рождения)

V. E. AVETISIAN. ALEXANDR BEBUTOVICH SHELKOVNIKOV
(ON THE OCCASION OF HIS 125TH BIRTHDAY)

Имя Александра Бебутовича Шелковникова,[1] неутомимого естествоиспытателя, широко известно нескольким поколениям исследователей флоры и фауны Кавказа. Обладая незаурядными качествами натуралиста и до конца своих дней будучи преданным своему призванию, он значительно расширил гербарные и фаунистические коллекции из региона, в Армении же они явились базовыми в изучении биоразнообразия страны.

А. Б. Шелковников родился 17 марта 1870 г. на Кавказе, в г. Закаталы, умер 19 мая 1933 г. в Ереване. По национальности армянин. Отец его Бебут Мартиросович Шелковникян (в русской интерпретации Борис Мартынович Шелковников) — военный, генерал-майор, участник русско-турецкой войны. Образование А. Б. Шелковников получил в Петербургском пажеском корпусе, по окончании которого (в 1888 г.) стал офицером гвардейской артиллерии. Однако, прослужив 4 года и не имея наклонностей к военной службе, он в 1892 г. вышел в отставку, переехал на Кавказ и поселился в своем родовом имении «Геок-Тапа» близ г. Евлаха (бывшая Елизаветпольская губерния, ныне Агдашский р-н Азербайджана), где начал заниматься сельским хозяйством и изучением флоры и фауны Кавказа. Вокруг усадьбы им были разбиты образцовые виноградники, плодовый сад, цветники, созданы коллекции (около 300 видов) дикорастущих декоративных растений и субтропических культур. В феврале 1918 г. имение подверглось нападению разбойничьей банды и было сожжено. А. Б. с семьей удалось спастись. Он поселился в Тифлисе, а затем переехал в Армению (Лори), где с 1918 по 1922 г. был на государственной службе по организации сельского хозяйства. В 1922 г. Наркомпрос Армении приглашает его в Ереван для создания Естественноисторического музея (находившегося тогда в административном подчинении Государственного университета). Затем в 1925 г. А. Б. приступает к созданию нового Сельскохозяйственного музея при Наркомземе, вошедшего в дальнейшем (в 1927 г.) в организованный им Ботанический сад Наркомзема в ущелье р. Раздан. В 1931 г. по ложному обвинению Шелковников был репрессирован и заключен в Тифлисскую тюрьму, после выхода из которой скончался от инфаркта (1933 г.).

---

[1] В статье, посвященной 100-летию со дня рождения А. Б. Шелковникова (С. Мулкиджанян. Биол. журн. Армении. 1970. Т. 23. № 9. С. 110—111), вместо «Александр Бебутович Шелковников» ошибочно приведено «Александр Барсегович Шелковников».

В период жизни в имении «Геок-Тапа» с 1892 по 1918 г., интенсивно занимаясь хозяйством, А. Б. одновременно активно изучал природу Кавказа и сотрудничал с Кавказским музеем (ныне Музей Грузии, Тбилиси). Этому способствовала его большая близость с Г. И. Радде, и особенно с А. Н. Казнаковым (товарищем по Пажескому корпусу), сменившим Радде на посту директора музея. С 1904 по 1914 г. Шелковников участвовал во всех экспедициях музея то как организатор, то как сотрудник. Помимо многочисленных поездок по Кавказу в 1916 г. при поддержке Кавказского отделения Русского географического общества он организовал большую экспедицию в Персию для изучения бассейна оз. Урмия. Богатые биологические и минералогические коллекции, собранные в тот период, вместе с ценной коллекцией оружия были переданы им в дар Кавказскому музею.

С именем А. Б. Шелковникова неразрывно связано зарождение флористических исследований в Армении. Поселившись в 1918 г. в Лори и по службе будучи вовлеченным в работы по становлению сельского хозяйства края, он, не изменяя своему призванию, продолжал активно собирать гербарий. Гербарная и зоологическая коллекции из Северной Армении (1918—1922 гг.) послужили основой при организации им Естественноисторического музея Армении (1922—1925 гг.). Впоследствии, в том числе и в период работы Шелковникова в Ботаническом саду Наркомзема (1927—1931 гг.), его гербарные сборы значительно расширились в результате многочисленных экспедиций по Армении и Нахичевану. Эти сборы вместе с гербарием Естественноисторического музея явились базой для создания гербария Сектора ботаники при организованном в 1931 г. Институте биологии. После образования Армянского филиала АН СССР (в 1933 г.) Институт биологии и соответственно гербарий вошли в состав последнего. В дальнейшем (в 1938 г.) Сектор ботаники перерос в Институт ботаники, который с организацией АН АрмССР (в 1943 г.) стал одним из ее основных институтов. По существу А. Б. является основателем гербария Отдела систематики и географии высших растений Института ботаники Национальной академии наук Республики Армения (ERE), в котором в настоящее время хранится более 250 тыс. гербарных листов и который является одним из ее национальных достояний. Таковы неоспоримые свидетельства неоценимого вклада А. Б. Шелковникова в познание флоры Армении.

На основании ботанических (сосудистые и споровые растения) и зоологических коллекций Шелковникова, обработанных крупными специалистами, описан (в некоторых случаях и с его участием) целый ряд новых для науки видов, из которых многие названы его именем. В числе последних 5 позвоночных животных, 20 беспозвоночных и более 30 видов сосудистых растений. Им опубликовано 13 научных статей (см.: Тр. Зоол. сектора Грузинск. отд. Закавказского филиала АН СССР. 1931. Т. 1. С. 163), где освещены результаты экспедиций, а также приведены находки редких видов растений и животных. Биографические данные содержатся в его статье «Уголок сухих субтропиков Закавказья» (Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1930. Т. 22. № 5. С. 625—635), в вышеназванном издании «Тр. Зоол. сектора...», а также в публикации, посвященной 120-летию со дня его рождения (*С. Гарибджанян, Г. Авакян.* А. Б. Шелковников // Биол. журн. Армении. 1990. Т. 43. № 5. С. 443—445). С 1901 г. Шелковников являлся корреспондентом Зоологического музея (Санкт-Петербург), он был пожизненным членом Русского географического общества, председателем Научно-исследовательской секции Комитета по изучению и охране природы при Наркомземе Армении.

Не имея специального образования, но будучи широкообразованным человеком и по призванию натуралистом, А. Б. Шелковников внес значительный вклад в познание растительного и животного мира Кавказа. Гербарные и зоологические образцы из его коллекций богато представлены в гербариях и музеях Еревана, Тбилиси и Санкт-Петербурга.

© В. Е. Аветисян

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 13 XI 1995

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Consortium Masingii. A Festschrift for Victor Masing / Ed. by Kiira Aaviksoo with Kalevi Kull, Jaanus Paal, Hans Trass. Tartu, University, 1995. 190 p. (Консорция Мазинга. Юбилейное издание в честь Виктора Мазинга / Под ред. Киира Аавиксоо при участии Калеви Кулля, Януса Паля, Ханса Трасса. Тарту, 1995. 190 с.)

B. M. MIRKIN, L. M. ABRAMOVA. (*A REVIEW*). CONSORTIUM MASINGII. 1995

Сборник посвящен 70-летию со дня рождения Виктора Викторовича Мазинга, безусловно, наиболее яркой фигуры в эстонской науке о растительности и экологии в 60—80-х годах. В кратком «Предисловии» редакторы поясняют выбор столь необычного названия книги. С одной стороны, консорция как элементарная ячейка функционирования экосистемы была предметом теоретических исследований юбиляра. С другой стороны, небольшая по числу участников, но сплоченная группа эстонских экологов развивала науку, находясь во многом под влиянием идей В. Мазинга, игравшего роль как бы «центрального консорта» этой научной группы.

В названии первой статьи сборника «Профессор Виктор Мазинг — энциклопедист, натуралист, эколог, биогеограф» (H. Trass) отражен широкий спектр научных интересов юбиляра. Trass анализирует структуру списка его трудов, опубликованного к 60-летию В. Мазинга. Ведущие «фракции» этого списка: история науки — 84 публикации, болотоведение — 63, охрана природы — 57, ботаника и экология растений — 50 публикаций. При этом 70 % составили работы, опубликованные в основном в журнале «Eesti Loodus», ориентированные на широкий круг читателей, в том числе на детей, для которых Мазинг написал 3 книги. К 60-летнему юбилею Мазинга вышли 403 его работы. За 10 лет, минувших с момента опубликования его библиографии, это число увеличилось еще на 114 работ, они приведены в сборнике, причем их структура примерно соответствует списку, который обсуждает Trass. Новым аспектом его исследований стали лишь проблемы экологии городов как особого варианта синантропных экосистем.

В числе авторов сборника, кроме эстонских коллег, несколько представителей из других стран: болотовед из России (Санкт-Петербург) М. С. Боч, с которой юбиляр был связан самыми тесными узами творческого содружества; эколог из ФРГ H. Sukopp (исследователь городских экосистем), сближение с которым произошло в последние годы; эколог-математик из США B. Patten.

Значительная часть статей сборника посвящена исследованиям болот. Редактор сборника K. Aaviksoo приводит результаты исследования болот заповедника «Эндла» на основе дистанционных методов; М. С. Боч публикует небольшое сообщение о крайне слабо изученных болотах п-ова Камчатка; M. Ilomets, E. Karofeld и B. Patten рассматривают различные аспекты изучения сукцессий болотных экосистем, а R. Kallas — проблему их охраны (он приводит список 94 болот, которые представляют интерес как памятники природы). U. Reier описал одну из характерных консорций болотных экосистем Эстонии с центральным консортом *Rubus chamaemorus* L.

A. Kalda посвятил свою работу разнообразию лесообразующих пород и соответствующим им сообществам широколиственных лесов, T. Kull — состоянию популяций одного из наиболее красивых видов эстонских лесов — *Cypripedium calceolus* L.

Теоретико-методический характер носит статья K. Kull о параметрах оценки форм роста у клональных трав (продолжительности малого жизненного цикла раметов, длины спейсеров, т. е. вегетативных побегов, плотности раметов, соотношения частот раметов разных типов и т. д.). Предложенная система оценок вегетативного размножения иллюстрируется на примере наиболее обычных для Эстонии видов, таких как *Glechoma hederacea* L., *Carex flacca* Schreb., *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Asperula tinctoria* L., *Sesleria caerulea* (L.) Ard.

A. Laanelaid привел данные зависимости размеров заболони у стволов лиственниц (*Larix decidua* Mill. и *L. sibirica* Ledeb.) от величины поперечного сечения ствола, а J. Paal — результаты анализа зависимости между составом напочвенного покрова лесов и характеристиками почв, что достаточно традиционно для эстонской науки о растительности, в которой благодаря работам T. Lippmaa много внимания уделялось синузиям лесных трав и их известной независимости от состава древесного яруса.

Статья H. Sukopp «Экологическая характеристика больших городов» (в отличие от остальных статей сборника она написана на немецком языке) представляет особый интерес: в ней в лаконичной форме приведена достаточно полная характеристика городских экосистем, и в первую очередь факторов, влияющих на формирование большого видового разнообразия их флоры и растительности. Автор предлагает анализировать биоразнообразие вдоль градиентов «город—деревня», «город—город» (для городов, разных по величине, с разной историей возникновения) и «городская окраина—центр». С учетом широко представленной в городской флоре группы неофитов городам свойственно более высокое видовое богатство, чем окружающим их естественным или сельскохозяйственным экосистемам. При этом H. Sukopp приводит данные о зависимости числа видов от количества жителей в городе (и соответственно от его размера). Так, в небольших городах с населением менее 100 тыс. человек имеется флора, в которой насчитывается 530—560 видов, в средних городах с населением 100—200 тыс. — 650—730, в больших старых городах с населением 250—400 тыс. — 900—1000, а в городах с населением 1 млн человек и более — свыше 1300 видов. При этом в городскую флору Sukopp включает и культивируемые виды. В этих экосистемах также выше, чем за пределами городов, видовое богатство многих групп вирусов, птиц и даже млекопитающих (за исключением крупных представителей). В 20 гнездах голубей было обнаружено 63 вида различных насекомых! Изучение биотических сообществ городов предлагается использовать для целей биоиндикации состояния городской среды. Специально рассматриваются возможности лихено- и бриоиндикации.

Сборник завершается самой большой по объему статьей «Наука о растительности в Эстонии» (V. Masing, K. Kull, H. Trass, M. Zobel), написанной в форме небольшой монографии с разделами об историографии, периодизации, анализе влияний других научных школ, о картировании растительности, изучении истории растительности, классификации лесов, злаковников, болот, об изучении сукцессий (для тех же групп сообществ), экологии сообществ и экофизиологии (для тех же групп), о популяционной биологии, математическом моделировании, разработке общетеоретических проблем. Приведена библиография основных работ эстонских авторов (330 наименований). В этой статье, как, впрочем, и во всем рецензируемом сборнике, очень хорошо передается общий дух «эстонской консорции» в науке о растительности — умение активно использовать все лучшее, что создается в научных школах других стран.

В заключение остается лишь выразить удовлетворение публикацией этого сборника, посвященного юбилею Виктора Мазинга, которого, кстати, связывают наиболее тесные контакты с многими представителями российской науки.

© *Б. М. Миркин, Л. М. Абрамова*

Башкирский государственный университет
Уфа

Получено 30 VI 1995

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 061.3 : [58+59]

ФАКТОРЫ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И БИОХОРОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ (ПЯТОЕ СОВЕЩАНИЕ БОТАНИЧЕСКОГО И ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТОВ РАН, САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 12—14 АПРЕЛЯ 1995 Г.)

A. K. SYTIN, B. A. YURTSEV. FACTORS OF TAXONOMICAL AND BIOCHOROLOGICAL DIVERSITY (THE FIFTH CONFERENCE OF KOMAROV BOTANICAL AND ZOOLOGICAL INSTITUTES OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES, ST. PETERSBURG, 12—14 APRIL 1995)

12—14 апреля 1995 г. в Санкт-Петербурге состоялось V Совещание Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и Зоологического института РАН (ЗИН) по проблемам биоразнообразия.

На I Совещании «Биологическое разнообразие: основные аспекты, подходы к изучению», проходившем в БИН 14—15 февраля 1990 г. в форме дискуссии за круглым столом, ставилась цель охватить все аспекты изучения биоразнообразия, включая этические (Юрцев и др., 1994). II Совещание («Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению») состоялось 14—15 мая 1990 г., на нем была заслушана серия обзорных («установочных») докладов по узловым темам. Основные доклады обоих совещаний были опубликованы и изданы в 1994 г. (Биологическое..., 1992 : 224).[1]

В 1991 и 1992 гг. состоялись III и IV совещания. Таким образом, биологи БИН и ЗИН — крупнейших национальных и международных центров изучения биоразнообразия (БР) — активно включились в деятельность Международного сообщества по подготовке конвенции о биоразнообразии. Наряду с докладами по научным проблемам на этих совещаниях обсуждались исследовательские проекты, направленные на сохранение и неистощимое использование БР: по составлению общего кадастра БР, организации Службы флоры и фауны России, по компьютеризации исследований БР, по инвентаризации БР особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Санкт-Петербургские совещания по БР проходили оживленно при участии многих иногородних биологов (особенно москвичей) и имели хороший резонанс. В июне 1992 г. на специальной конференции Генеральной Ассамблеи ООН в Рио-де-Жанейро конвенция по БР была принята большинством стран-участниц. В 1994 г. усилия биологов страны увенчались успехом — была учреждена государственная научно-техническая программа (ГНТП) «Биологическое разнообразие». В обоснование необходимости такой программы и в разработку ее первых вариантов большой вклад внесли ботаники БИН (Обращение Всесоюзного ботанического общества..., 1990).

Инициатором проведения очередного V Совещания БИН и ЗИН по биоразнообразию (как и 4 предыдущих) явилась секция флоры и растительности Российского ботанического общества. Предложение было поддержано дирекцией и научным активом ЗИН, взявшими на себя организационную работу по подготовке совещания. Был создан оргкомитет под председательством директора ЗИН А. Ф. Алимова. В деятельность оргкомитета значительный вклад внесли сотрудники ЗИН В. Ф. Зайцев (зам. председателя), В. Р. Алексеев, О. Н. Пугачев, Я. И. Старобогатов, О. Г. Овчинникова (секретарь оргкомитета) и сотрудники БИН Б. А. Юрцев (зам. председателя) и А. К. Сытин. На средства, выделенные Научно-техническим советом ГНТП «Биологическое разнообразие», потенциальным участникам были разосланы два циркуляра; в ответ было получено свыше 100 заявок, из которых 81 принята в качестве докладов (36) или постеров (45). При этом по сравнению с I—IV совещаниями пришлось продлить V Совещание на 3-й день (шесть заседаний). Тезисы докладов и постеров были опубликованы к началу совещания в виде отдельной брошюры тиражом 150 экз. (Совещание..., 1995).

---

[1] Обозначенный на обложке 1992 год соответствует плановому сроку выпуска изданий ЗИН; издание было финансировано БИН и ЗИН на паритетных началах. Книга сдана в набор 11 января 1993 г., подписана к печати 20 сентября 1993 г., вышла в свет в феврале 1994 г.

Вопреки ожиданию, несмотря на серьезные экономические трудности, переживаемые научными учреждениями страны, почти все заявленные доклады (34 из 36) состоялись; из 45 заявленных постеров было представлено 23.

В работе совещания приняли участие сотрудники свыше 20 научных учреждений из Санкт-Петербурга (ЗИН РАН, БИН РАН, Институт эволюционной физиологии и биохимии РАН — ИЭФБ, Всесоюзный институт защиты растений — ВИЗР, Институт озероведения, Всероссийский институт растениеводства — ВИР, Санкт-Петербургский государственный университет — СПбГУ), Москвы (Московский государственный университет — МГУ, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН — ИПЭЭ, Палеонтологический институт — ПИН, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН — ЦПЭПЛ), Новосибирска (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — ЦСБС), Петрозаводска (Институт биологии Карельского НЦ РАН), Ижевска (Удмуртский государственный университет), Курска (Центрально-Черноземный заповедник — ЦЧЗ), Воронежа и Казани (Воронежский и Казанский университеты).

Все заседания были достаточно многолюдными (40—100 присутствующих) и проходили при большой заинтересованности участников. Основное внимание в докладах уделялось анализу факторов наращивания и поддержания БР по результатам выполненных исследований. Два заседания были посвящены факторам биохорологического разнообразия, одно — мониторингу БР, два — факторам таксономического разнообразия. Стоит отметить также 5 докладов палеоботаников и палеонтологов (о факторах динамики разнообразия былых биохорий и филумов) и 6 докладов о сопряженной эволюции таксонов растений и животных.

Совещание открыл **Б. А. Юрцев** (БИН), остановившийся на истории и традициях совместных совещаний БИН и ЗИН по биоразнообразию и на задачах V Совещания. Присутствующие почтили минутой молчания память директора ЗИН академика О. А. Скарлатто, активно участвовавшего в работе 4 предыдущих совещаний по БР.

Факторы биохорологического разнообразия на уровне сообщества, элементарной биоты (биоты ландшафта), биохорий

А. Ф. Алимов (ЗИН) показал, что при оценке БР сообществ животных с использованием информационного индекса Шеннона достаточно адекватно отражена степень сложности структуры сообществ, что позволяет в конечном счете выявить БР экосистем, едва ли поддающихся непосредственной оценке. Вместе с тем было подчеркнуто значение точных знаний о таксономическом составе организмов конкретных экосистем.

М. В. Гептнер (Зоологический музей МГУ) показал зависимость вертикального распределения разнообразия таксонов и таксоценов зоопланктона в толще океанической пелагиали от трофического фактора (в том числе нисходящего и восходящего потоков органического вещества), температуры и плотностной стратификации водной толщи как ведущих факторов адаптации и диверсификации таксонов. Выделены четыре функциональных центра (= горизонта) видообразования зоопланктона. В данном случае рассматриваются биоты и экосистемы надценозного уровня.

О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Р. В. Попадюк (ЦПЭПЛ) показали роль асинхронного развития популяционных мозаик деревьев, кустарников и трав для поддержания флористического разнообразия (в частности, светолюбивых видов) в разновозрастных лесных экосистемах Восточной Европы. Стабилизирующую роль прежде выполняли зубры, бобры и другие активные преобразователи лесных территорий, поддерживавшие экониши для светолюбивых растений, а позднее — традиционное землепользование. Рассчитан размер территории, оптимальный для поддержания флористического разнообразия за счет мозаик популяций растений и животных; эта территория оказалась сопоставимой с площадью элементарного речного бассейна (10—100 км^2); для нее принят термин Д. Н. Цыганова «потенциальная флора». Показано, что вследствие сочетания сплошных рубок и сплошных лесопосадок, приведших к устранению природных мозаик, в период усиления антропогенного воздействия на лесные ландшафты абсолютное заповедание последних привело бы к обеднению флоры (на 40 %) (см. далее доклад Ю. Н. Нешатаева).

В тезисах докладов **Н. В. Матвеевой** (БИН) и **О. В. Ребристой** (БИН) показана и проанализирована прямая зависимость между параметрами таксономического разнообразия локальных и региональных флор различных подзон полуостровов Таймыр и Ямал и уровнем теплообеспеченности лета (нисходящий ряд). При этом соотношение числа видов сосудистых растений, мхов и лишайников при движении с юга на север перераспределяется в пользу споровых (от 1 : 0.9 : 1.1 до 1 : 2 : 3), а S-образное изменение видового разнообразия от подзоны к подзоне интерпретируется как показатель системной целостности тундровой флоры (Н. В. Матвеева).

О. В. Ребристая (БИН) рассмотрела особенности резко обедненной (по сравнению с Приуральским и Таймырским секторами Арктики) равнинной флоры п-ова Ямал в связи с неполночленностью и молодостью ландшафтов полуострова (в частности, большое участие бореальных семейств и родов, проникших на север во время экспансии лесов в голоцене, снижение доли арктических и гипоарктических видов, преобладание циркумполярных видов).

Внушительный блок составили доклады палеоботаников БИН, посвященные факторам палеобиохорологического разнообразия.

Л. Ю. Буданцев (БИН) на фоне палеогеографических и палеоклиматических реконструкций для позднего мела—палеогена очертил границы двух зональных палеофлористических областей: южной — Древнесредиземноморской, или Тетисовой (субтропической), и северной — Бореальной (умеренной) и наметил историю дифференциации составляющих их провинций на основе многочисленных палеофлористических данных. В качестве главных факторов дифференциации в позднем мелу докладчик рассматривает существование Мексиканского и Тургайского проливов, что явилось предметом дискуссии.

Альтернативная точка зрения: повышенная роль субтропических таксонов в амфиатлантической фитохории Арктики вызвана океаническим климатом (выступление Б. А. Юрцева).

Доклад **С. Г. Жилина** (БИН) был посвящен феномену быстрого формирования теплоумеренной «тургайской флоры» sensu stricto на субстрате позднеэоценовой субтропической флоры в результате «перемешивания» явно дифференцированных на территории Казахстана пяти или шести хорионов низшего ранга (подпровинций или округов); последние утратили своеобразие в течение геологически краткого временного интервала — раннего олигоцена. Докладчик особо отметил феномен быстрого внедрения во флору умеренного элемента, из которого и составилась тургайская флора. Этот феномен назван внезапной иррадиацией из единого центра происхождения. В случае с тургайской флорой центром является территория нынешних Северного Устюрта—Тургая. Документальной палеоботанической основы для объяснения описываемого феномена нет (ни одной позднеэоценовой флоры «предтургайского» состава не обнаружено).

Тем самым доклад вызвал дискуссию, где были высказаны предположения об альтернативных возможностях внезапного появления «умеренных таксонов» и завоевания ими господства, включающих в себя: 1) творческий акт; 2) спуск с верхних уровней гор более северных (или более южных) нагорий под влиянием похолодания и континентализации климата; 3) миграцию из раннепалеогеновой Арктики.

Л. Б. Головнева (БИН) рассмотрела факторы изменения БР в меловых флорах северо-востока России (13 этапов, включая смену господства мезозойских голосеменных господством цветковых). Решающая роль отводится крупным климатическим переменам как причине и вымирания филумов, и становления новых (из ассектаторов и пионеров прежних сообществ). Максимум БР отмечается в оптимальные климатические фазы, минимум — в холодно-влажные.

А. Л. Лобанов, С. Д. Степанянц, М. Б. Дианов (ЗИН) осветили вопрос, связанный с перспективами использования фаунистических баз данных в качестве инструмента изучения факторов биохорологического разнообразия.

Мониторинг биоразнообразия

Концепцию мониторинга биоразнообразия на уровне ландшафта (локальных, конкретных флор, биот) предложил **Б. А. Юрцев,** выступивший с проектом создания сети пунктов мониторинга БР на базе многих сотен локальных флор (ЛФ), изученных последователями А. И. Толмачева в России и сопредельных странах. Для этого должны быть отобраны наиболее полно изученные ЛФ, отвечающие определенным критериям, спроецированы на сеть выделов биогеографического районирования и дополнены новыми ЛФ.

Создаваемая сеть пунктов мониторинга должна быть представительной для биохорологического разнообразия России, причем приоритет должен отдаваться биологическим стационарам и ООПТ. Исследование и переисследование БР через определенные интервалы должны проводиться по специальной программе, разработанной в БИН (включая скоординированные флористическую и геоботаническую подпрограммы). Помимо выхода в сохранение БР, данный проект может дать ценный материал и для мониторинга глобальных изменений климата. С этой точки зрения как объект мониторинга перспективны ЛФ экотонных полос у биогеографических рубежей.

Последующие 5 докладов содержали конкретные результаты мониторинга БР на отдельных объектах.

Ю. Н. Нешатаев (СПбГУ) показал преимущества выборочно-статистического метода описания растительности для мониторинга динамики растительного покрова заповедных участков среднерусской лесостепи. В результате трехкратного (в течение 25 лет) исследования эталонных участков («Казацкая степь», ЦЧЗ, Курская обл. и «Лес на Ворскле», Белгородская обл.), включая повторное крупномасштабное картирование растительности, выявлена тенденция к мезофилизации растительности, свойственная всем сообществам среднерусской лесостепи. Часть этих драматических изменений объясняется многократным увеличением поголовья крупных копытных на заповедных территориях.

Н. М. Иванова (СПбГУ) провела повторное исследование трех элементарных (конкретных) флор в Псковской обл., изученных сотрудниками и студентами ЛГУ 25—30 лет назад. В целом изменения пока незначительные, чаще всего связанные с антропогенными нарушениями местообитаний редких видов; наиболее изменчивым оказался состав адвентивных (заносных) видов.

Н. Г. Ильминских (Удмуртский университет) представил разрабатываемую им концепцию мониторинга городских флор (урбанофлор — УФ) на примере флор Казани, Сарапула, Ижевска, Глазова и Кирова, достаточно полно флористически изученных с начала XX в., а также данные об изменениях УФ за 50—70 лет. Набор видов УФ неустойчив и быстро меняется за счет исчезновения одних и иммиграции других; отмечены явления гибридизации и терратогенеза. Вопреки распространенному мнению состав УФ со временем не усредняется, своеобразие их не нивелируется, а усиливается. Также не свойственны антропогенным ландшафтам вятско-камского края тенденции «вульгаризации», «космополитизации» и «европеизации» флоры. При ареалогическом анализе выявлена тенденция «меридионализации», «медитерранизации», «американизации», «ориентализации» и «континентализации» городских флор и представлены доказательства того, что города, как правило, закладываются в экотонах с повышенным БР на стыках двух или нескольких контрастных ландшафтов.

Ю. И. Галкин (ЗИН) на основе сопоставления данных количественных съемок 1924—1931 и 1959 гг. установил сокращение БР и области распространения тихоокеанских видов крупных двухстворчатых моллюсков в юго-восточной части Баренцева моря за счет экспансии атлантических по происхождению видов, что послужило причиной уменьшения биомассы бентоса.

С. О. Сергиевский (ЗИН), **А. И. Гранович** (СПбГУ), **И. М. Соколова** (ЗИН) избрали в качестве удобной модели популяционного мониторинга 2 близких вида беломорских моллюсков литоральных гастропод — Littorina obtusata и L. saxatilis; с 1982 г. они ежегодно исследуют динамику и факторы внутри- и межпопуляционной изменчивости слабо изученных в динамическом аспекте форм БР по комплексной программе с охватом демографических, фенотипических и генетически контролируемых признаков.

Факторы структурно-функционального разнообразия

Ю. В. Гамалей (БИН) подчеркнул, что при систематизации экологически регулируемого разнообразия структурных и функциональных параметров высших растений необходимо базироваться на изучении разнообразия их симпластической структуры, которая в отличие от стабильной клеточной организации мобильна и зависима от внешних факторов. Величина, численность, топография и характер взаимоотношений симпластических (сетевых) доменов играют ключевую роль в структурно-функциональной дифференциации тела растений и могут служить интегративным показателем, отражающим различные стороны их организации.

С. Н. Шереметьев (БИН), исследуя водный режим растений монгольских степей, установил существенные различия между видами одно- и двудольных растений, обусловленные уровнем взаимосвязей различных элементов их водообмена. Сложная организация водного режима, обнаруженная у исследованных видов двудольных, оказалась лабильнее, что свидетельствует о преобладании у них функциональной регуляции водообмена над структурной, более свойственной однодольным, эффективно снижающим интенсивность транспирации за счет структурных приспособлений. Впрочем, выступавшие в прениях обратили внимание на то, что в условиях пустынь доминируют не злаки, а двудольные (маревые и т. д.).

Е. А. Мирославов, Е. В. Вознесенская, Л. С. Буболо (БИН), сравнивая структуру мезофилла листа видов, обитающих в условиях Крайнего Севера (о-в Врангеля, Полярный Урал, Кольский п-ов) и в умеренном климате Ленинградской обл., обнаружили существенные различия между ними. Для северных экотипов характерны большие размеры клеток, ядер, меньшее число тилакоидов в гранах хлоропластов и т. д., свидетельствующие о значительной внутривидовой дифференциации на клеточном уровне, по-видимому, имеющей адаптивное значение. Различия между арктическими и бореальными видами носят тот же характер, но выражены еще сильнее. Выступавшие в прениях отметили, что выявленные различия не специфичны для растений холодного климата и проявляются и в других экстремальных условиях (например, при засолении): отчасти они являются следствием торможения ростовых процессов.

Ю. В. Мамкаев (ЗИН) при выяснении факторов структурно-функционального разнообразия следует конструктивно-морфологическому подходу, представляющему собой номогенетическую трактовку морфологических закономерностей эволюции. Для решения некоторых биологических задач имеются определенные морфофункциональные решения (морфологические спектры). Ограниченное число формообразовательных механизмов порождает многочисленные структурные аналоги. Экосистемы при отборе организмов предъявляют к ним вполне определенные требования.

Э. П. Нарчук (ЗИН), анализируя таксономическое разнообразие некоторых растительноядных двукрылых, приходит к заключению, что переход личинок двукрылых (около 3/4 видов которых получают вещество и энергию для развития из цепей разложения) к фитофагии и освоение ими растений открыли им безграничную арену для адаптивной радиации и способствовали значительному возрастанию таксономического разнообразия. Этот феномен наблюдается у сестринских пар семейств.

Н. Р. Мейер-Меликян, Е. Э. Северова (МГУ) показали, что различные способы опыления (насекомыми, ветром, в водной среде) приводят к различным конвергентно возникающим в разных филумах структурам пыльцевых зерен.

Факторы дифференциации таксонов

В общем виде данная проблема была рассмотрена во вводном докладе **В. Ф. Левченко** (ИЭФБ) и **Я. И. Старобогатова** (ЗИН). Макроэволюция — главный фактор приумножения БР — сопряжена с эволюцией экосистем. Экосистема определяет для каждой популяции ее роль в использовании и производстве потоков вещества и энергии, т. е. предоставляет лицензии видовым популяциям. Эволюционный процесс канализирован как влиянием биосферы, так и самим строением организма, являющимся итогом предшествующего эволюционного развития. Предлагается несколько общих принципов. 1. Принцип достаточного БР биосферы (оно необходимо для поддержания функционирования экосистем в изменяющихся условиях и «генерации» новых биологических форм). 2. Принцип непредельной специализации эволюционирующих видов. 3. Принцип эволюционного тупика для массовых видов. 4. Принцип смены биот. 5. Обобщающий принцип — саморегуляция уровня БР в биосфере: последняя поддерживает тот уровень БР, который необходим для ее выживания в непостоянных условиях.

А. С. Раутиан (ПИН) предложил реконструкцию исторической связи морфофизиологического прогресса наземных позвоночных в связи с освоением ими фитофагии, что способствовало расширению трофической зоны, увеличению мощности энергетического входа и построению пищевой пирамиды в сообществе наземных позвоночных. Это оказалось ведущим фактором роста экологического и связанного с ним таксономического разнообразия тетрапод, а также усложнения их сообществ.

В. Ф. Зайцев (ЗИН) выявил причинно-следственную связь между морфоадаптациями и таксономическим разнообразием в сем. Bombylidae, крупнейшем среди семейств двукрылых насекомых. Характер морфофункциональных адаптаций имаго бомбилид определяется совокупностью двух процессов: перехода к облигатной нектарофагии и совершенствования полета. Эволюция ротовых органов бомбилид протекала в направлении удлинения хоботка, причем период появления первых представителей длиннохоботных Asilomorpha, ископаемые остатки которых датируются палеогеном, совпадает с периодом расцвета цветковых растений. Отмечено, что у представителей олиготипных и монотипных родов отсутствует взаимная корреляция соответствующих морфоадаптаций, свойственная крупным родам и обеспечивающая их биологический прогресс.

Д. А. Криволуцкий (ИПЭЭ) отметил значительные успехи в изучении систематики и географии панцирных клещей (в том числе и ископаемых видов) — одной из массовых групп наземных и почвенных животных, достигнутые вследствие совершенствования методов их исследования, создания эталонных коллекций, банков данных и сосредоточения усилий коллектива ученых из 11 стран, в результате чего в 1995 г. была опубликована обобщающая таксономическая сводка. В число факторов увеличения таксономического разнообразия клещей входят адаптации к разным типам почвы или разным группам растений, к уменьшению влажности, к мерзлотному режиму почвы, а также необходимости защиты от хищников.

С. В. Рожнов (ПИН), проанализировав особенности становления высших таксонов типа иглокожих (объединяющего более 20 ископаемых и современных классов), пришел к выводу, что вспышка их разнообразия (увеличение числа родов и видов, общей биомассы и кальцитовой продуктивности иглокожих) относится к ордовику, что связывается с благоприятным для них изменением качества субстрата — уплотнением грунта на дне эпиконтинентальных морей на границе кембрия и ордовика, характер которого в «кальцитовых» ордовикских морях преобразовывался за счет жизнедеятельности самих иглокожих.

Г. Н. Бужинская (ЗИН) отмечает многочисленные признаки, возникшие у многощетинковых червей в результате освоения этими преимущественно донными морскими животными пелагического образа жизни. Практически все пелагические виды принадлежат к 9 пелагическим семействам.

В. В. Хлебович (ЗИН) показал, что соленость среды является важнейшим для водной фауны фактором дифференциации таксонов высокого ранга, большая часть которых состоит из пойкилоосмотических организмов. Из-за отсутствия осморегуляторных механизмов не смогли преодолеть барьер критической солености такие группы морских организмов, как кишечнополостные, полихеты, иглокожие и др. Гиперосмотическая регуляция, позволяющая сохранять «море внутри нас», была условием проникновения ряда групп в пресные воды и способствовала формированию подавляющего числа наземных таксонов. Гипотоническая регуляция, возникшая на базе гипертонической, лежит в основе формирования великого разнообразия морских костных рыб.

А. К. Сытин (БИН), анализируя ряды параллельной изменчивости листовой пластинки в разных таксономических группах крупного рода *Astragalus* L., выявил ряд тенденций, которые, пользуясь термином концепции С. В. Мейена, рассматривает в качестве рефренов. Олигомеризация сегментов перистого листа в некоторых случаях приводит к конвергентному возникновению тройчатосложной пластинки, обычно свойственной листьям ювенильной формации. Такая форма рассматривается как устойчивое состояние, являющееся точкой схождения или пересечения рефренов. Однако едва ли ее следует однозначно интерпретировать как проявление эквифинальности филогенетического развития.

Д. В. Гельтман (БИН), монографически изучающий распространенный в умеренных областях Северного и Южного полушарий род *Urtica* L. (крапива), отмечает параллелизм развития евразиатских, северо- и южноамериканских представителей подсекции *Urtica*. Выявлено множество морфологически чрезвычайно сходных представителей разных континентов, обитающих в очень различных экологических условиях. БР крапив невозможно адекватно представить с помощью иерархии таксономических категорий, основанных на формальной логике. Морфологически сходные типы в пределах рода могут возникать независимо в разных экологических условиях.

При обсуждении доклада отмечалось, что для понимания истории эволюции и расселения крапив важно учитывать способы и агенты переноса семян, способность к клонообразованию, способность одной особи и генета основывать колонию, место крапив в сукцессионных системах (ценофобы, антропофилы). Эти факторы в докладе не обсуждались. Таксономические классификации не должны быть формально-логическими, в них должна быть раскрыта реальность филумов, обоснованная спектром разнообразных морфологических, эколого-географических и биологических признаков.

М. С. Новоселова (БИН) считает, что 4 подрода рода *Eriophorum* L. (пушица) отражают 4 направления в эволюции анцестральной формы, близкой преимущественно к тропическому роду *Scirpus* L. (камыш), причем формирование их происходило на переувлажненных экотопах с иррадиацией из умеренных климатических поясов в холодноумеренные и холодные. Наиболее примитивные виды, близкие к камышам, сконцентрированы в подроде *Erioscirpus* в западных горах Восточной Азии. Наиболее продвинутый подрод *Eriophorum* объединяет 4 экологически специализированные подсекции, в том числе виды торфянистых тундр и голого минерального грунта в сырых тундрах. Формирование пуховки способствовало широкому распространению пушиц в период становления зональной тайги и тундры. На начальных этапах дивергенции подродов фактором дифференциации могла служить изоляция на разных воздымающихся горных массивах.

Н. Н. Цвелев (БИН) показал, что род водных лютиков (*Batrachium*) является дериватом общего ствола с обширным внетропическим родом *Ranunculus* (свыше 700 видов + 200 апогамных микровидов), обладает высоко специализированной к водной среде обитания жизненной формой, причем разным видам свойственны разные адаптивные варианты гетеро- и гомофилии. В видообразовании *Batrachium* участвовали гибридогенез и полиплоидия. Принята узкая концепция рода (= подроды *Ranunculus* s. l.). По признакам цветка и плодов *Batrachium* близки к среднеевропейскому роду (подроду) *Ranula*.

В. А. Заславский (ЗИН) показал, что гибридная парапатрия близкородственных видов божьих коровок (Chilocorus) способствует сохранению палеогеографической информации, подтверждающей геолого-морфологические реконструкции древнего ландшафта Тянь-Шаня.

И. Я. Павлинов (Зоологический музей МГУ) высказал мнение, что в современной концепции таксономического разнообразия (ТР) неадекватно и субъективно оценивается природное БР, в частности искажением реальности является представление об эквивалентности видов. «В основе всего должна быть концепция иерархически организованного ТР». При обсуждении доклада подчеркивалось, что многие постулаты докладчика уже обсуждались на I Совещании (февраль 1990 г.; см.: Биологическое..., 1992, например статью Юрцева); иерархичность ТР учитывается в современном многоступенчатом подходе к анализу флоры. При всей неэквивалентности виды остаются наиболее реальной, дискретной единицей в учете БР; виды — монотипные роды или семейства получают должную оценку при анализе ТР на уровне рода и семейства. Широко применяется типологический анализ БР на уровне биоморф, географических или экологических элементов. Современный «бум» вокруг БР (которое в ином терминологическом оснащении всегда было одной из базовых концепций биологии) прямо связан с задачей человечества сохранить многообразие жизни в эпоху глобального экологического кризиса: изучение его должно иметь природоохранную направленность (как важное условие поддержки исследований обществом).

В заключительной дискуссии участвовали А. С. Раутиан, Б. А. Юрцев, А. Ф. Алимов, Л. Ю. Буданцев, С. Г. Жилин, И. Я. Павлинов, Ю. М. Мамкаев, Н. Г. Ильминских и др. Все выступающие признали, что совещание было в высшей степени интересным и полезным, хотя и существенно перегруженным докладами. Продолжение традиции подобных встреч на регулярной основе крайне желательно: значение обмена результатами между биологами, изучающими разные аспекты БР, трудно переоценить, так как появляется возможность перекреста подходов и точек зрения как условие междисциплинарного синтеза. А. С. Раутиан высказал пожелание, чтобы в программе совещаний предусматривались и специальные заседания для обсуждения ключевых проблем изучения БР, где основное время отводилось бы дискуссии. Выступающие выразили благодарность оргкомитету и Зоологическому институту РАН, взявшим на себя основные тяготы по подготовке и проведению совещания, а также Научно-техническому совету ГНТП «Биологическое разнообразие» за финансовую поддержку.

В числе принятых участниками совещания решений были следующие.

Одобрить инициативу БИН РАН (Отдел растительного покрова Крайнего Севера) по созданию системы пунктов мониторинга биоразнообразия на основе существующей сети детально изученных по методу А. И. Толмачева локальных флор сосудистых растений. Исследование и периодическое переисследование (через определенные интервалы) состава, соотношения и эколого-ценотического распределения других групп организмов, слабо обеспеченных специалистами (мохообразные, лишайники, водоросли, грибы; различные группы беспозвоночных), возможны для опорных пунктов мониторинга (приоритет должны иметь длительно действующие стационары, биологические станции, а также заповедники). Завершить разработку и опубликовать программу и методические указания по мониторингу БР. Войти с мотивированным ходатайством о финансировании сети пунктов мониторинга БР в научные и научно-технические советы программ «Биологическое разнообразие», «Глобальные изменения климата», «Экологическая безопасность России» и в международный «Глобальный экологический фонд».

Учитывая важность работ по мониторингу биоразнообразия, подготовить и провести специальное рабочее совещание исполнителей ГНТП «Биологическое разнообразие» совместно с представителями Минприроды РФ по вопросам создания сети пунктов мониторинга БР в IV квартале 1995 г.—I квартале 1996 г.

Принимая во внимание значение БИН и ЗИН РАН как национальных и международных центров изучения биоразнообразия растений и животных, учитывая успешный опыт проведения 5 совместных совещаний БИН и ЗИН по биоразнообразию (1990—1995 гг.), считать целесообразным регулярное (с интервалом в 1—2 года) проведение таких совещаний. В программе будущих совещаний рекомендуется отдавать предпочтение докладам, содержащим важные обобщения или ставящим крупные проблемы, и сочетать заседания с расширенными дискуссиями по наиболее актуальным проблемам изучения БР, а также с обсуждением перспективных исследовательских проектов. Среди возможных тем для специального обсуждения предложены следующие: «Филогенез активных средообразователей (эдификаторов) и филоценогенез сообществ», «Антропогенные и нативные формы поддержания биоразнообразия», «Методология сопряженного изучения таксономического и структурно-функционального (типологического) разнообразия», «Жизненные формы и структурно-функциональная организация (растений)», «Экотоны и биоразнообразие». Рекомендуется также в интервалах между крупными совещаниями проводить более узкие рабочие совещания по специальным темам (предложены следующие: «Мониторинг БР на антропогенно трансформированных территориях», «Структурно-функциональное разнообразие растений различных природных зон»).

Признать важным продолжение работ ЗИН РАН по созданию баз данных по численности видов различных таксонов животных. Одобрить участие БИН РАН в международном проекте «Global plant biodiversity checklist» для получения аналогичных оценок для таксонов растений на основе международного сотрудничества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб, 1992. 224 с.

Обращение Всесоюзного ботанического общества к Верховному Совету и Совету Министров СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 289—292.

Совещание. Факторы таксономического и биохорологического разнообразия. Программа и тезисы докладов. СПб, 1995. 93 с.

Юрцев Б. А., Сытин А. К., Хитун О. В. О деятельности секции флоры и растительности РБО (1990—1994 гг.) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 11. С. 116—121.

© *А. К. Сытин, Б. А. Юрцев*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 5 VI 1995

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1996. VOL. 81. N 4) Page

Muravnik L. E. Morphometric approach to the determination of secretory activity in digestive glands of *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) 1

Kremenetski K. V., MacDonald G. M., Galabala R. O., Lavrov A. S., Chichagova O. A., Pustovoitov K. E. On the Holocene shifts of northern limits of some species of trees and shrubs 10

Imkhanitskaya N. N. Annotated list of the *Rubiaceae* taxa collected by A. Chamisso and J. F. Eschscholts in the voyage of exploration round the world in the years 1815—1818 on the brig «Rurick» under the command of Captain O. E. Kotsebue, kept in Komarov Botanical Institute Herbarium (LE). 3. Subfamily *Rubioideae*. (Concluded) 26

COMMUNICATION 36

Petrova N. A. Phytoplankton in the upper reaches of the Neva river (daily observation) . . 36

Mikhaylova T. A. Algal species composition in *Laminaria saccharina* plantation in the White sea 42

Pristyazhnyuk S. A. Lichen life-forms in subarctic tundras of Yamal peninsula. II. Relations to ecological factors 48

Seferova I. V., Podolnaya L. P. The anatomical structure of the seed's coat in some species of the genus *Cicer* (*Fabaceae*) 55

Nekratova N. A., Nekratov N. F., Ebel A. L. Synopsis of flora of the Kuznetsk Alatau. *Onocleaceae—Orchidaceae* 66

Artyushenko Z. T. Morphological and anatomical investigation of members of the genus *Hymenocallis* (*Amaryllidaceae*) 78

Bobrovskaya N. I. On the efficiency of the water utilization by dominants of dry and desert steppes 86

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 93

Dorofeev V. I. Genus *Cardaria* (*Brassicaceae*) of the Caucasus flora 93

Lazkov G. A. A new species of the genus *Silene* (*Caryophyllaceae*) from the Caucasus . . 95

FLORISTIC FINDINGS 97

Tsvelev N. N., Noskova M. G. Floristic findings in the islands of the eastern Gulf of Finland with particular reference to Nerva island 97

Popov V. I. The new and rare adventive plants species of the St. Petersburg 103

Artamonov A. A. The records of *Rosa glauca* (*Rosaceae*) in the East of the Central Russian Hills 106

Papchenkov V. G., Bobrov A. A., Bogachov V. V., Chemeris E. V. Floristic findings in the Yaroslavl region 109

CHROMOSOME NUMBERS 119

Probatova N. S., Sokolovskaya A. P., Rudyka E. G. Chromosome numbers in species of the genus *Hierochloë* (*Poaceae*) on the Russian Far East 119

OBITUARIES 122

Egorova T. V., Sytin A. K. To the memory of Ida Panovna Mandenova (26 VII 1909—4 IX 1995) 122

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 127

Avetisian V. E. Alexandr Bebutovich Shelkovnikov (on the occasion of his 125th birthday) 127

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 130

Mirkin B. M., Abramova L. M. (*A review*). Consortium Masingii. 1995 130

CHRONICLE 132

Sytin A. K., Yurtsev B. A. Factors of taxonomical and biochorological diversity (the Fifth conference of Komarov Botanical and Zoological Institutes of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 12—14 April 1995) 132

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1996. Т. 81. № 4) Стр.

Муравник Л. Е. Морфометрический подход к определению секреторной активности пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) 1
Кременецкий К. В., МакДональд Г. М., Галабала Р. О., Лавров А. С., Чичагова О. А., Пустовойтов К. Е. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене 10
Имханицкая Н. Н. Аннотированный список таксонов *Rubiaceae*, собранных А. Шамиссо и И. Ф. Эшшольцем в кругосветной экспедиции (1815—1818 гг.) на бриге «Рюрик» под командованием капитана О. Е. Коцебу и хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE). 3. Подсемейство *Rubioideae*. (Окончание) 26

СООБЩЕНИЯ 36

Петрова Н. А. Фитопланктон в истоке реки Невы (данные ежедневных наблюдений) 36
Михайлова Т. А. Видовой состав водорослей на плантации *Laminaria saccharina* в Белом море 42
Пристяжнюк С. А. Жизненные формы лишайников субарктических тундр полуострова Ямал. II. Связь с экологическими факторами 48
Сеферова И. В., Подольная Л. П. Анатомическое строение семенной кожуры некоторых видов рода *Cicer* (*Fabaceae*) 55
Некратова Н. А., Некратов Н. Ф., Эбель А. Л. Конспект флоры Кузнецкого Алатау. *Onocleaceae*—*Orchidaceae* 66
Артюшенко З. Т. Морфолого-анатомическое исследование представителей рода *Hymenocallis* (*Amaryllidaceae*) 78
Бобровская Н. И. Об эффективности использования воды доминантами сухих и пустынных степей 86

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 93

Дорофеев В. И. Род *Cardaria* (*Brassicaceae*) во флоре Кавказа 93
Лазьков Г. А. Новый вид рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) с Кавказа 95

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 97

Цвелев Н. Н., Носкова М. Г. Флористические находки на острове Нерва и других островах восточной части Финского залива 97
Попов В. И. Новые и редкие адвентивные виды растений Санкт-Петербурга 103
Артамонов А. А. О нахождении *Rosa glauca* (*Rosaceae*) на востоке Среднерусской возвышенности 106
Папченков В. Г., Бобров А. А., Богачев В. В., Чемерис Е. В. Флористические находки в Ярославской области 109

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 119

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г. Числа хромосом видов рода *Hierochloë* (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России 119

ПОТЕРИ НАУКИ 122

Егорова Т. В., Сытин А. К. Памяти Иды Пановны Манденовой (26 VII 1909—4 IX 1995). 122

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 127

Аветисян В. Е. Александр Бебутович Шелковников (к 125-летию со дня рождения) . . 127

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 130

Миркин Б. М., Абрамова Л. М. (*Рецензия*). Консорция Мазинга. 1995 130

ХРОНИКА 132

Сытин А. К., Юрцев Б. А. Факторы таксономического и биохорологического разнообразия (Пятое совещание Ботанического и Зоологического институтов РАН, Санкт-Петербург, 12—14 апреля 1995 г.) 132